Zoologische Briefe.

Von

Dr. Gustav Jäger
ord. Professor der Zoologie und Physiologie an dem Polytechnikum und der Thierarzneischule in Stuttgart und der land- und forstwirthschaftlichen Akademie Hohenheim.



Mit 68 Holzschnitten und 5 lithographirten Tafeln.

Wien 1876.
Wilhelm Braumüller
k. k. Hof- und Universitätsbuchhändler.

Alle Rechte vorbehalten.

Vorrede.

Mit dem vorliegenden Hefte findet eine Schrift ihren Abschluß, deren erstes Heft im Jahre 1864, deren zweites Heft im Jahre 1870 erschien. Das Ungewöhnliche einer derartigen Protrahirung erheischt eine um Nachsicht ansuchende Aufklärung.

Die Pause zwischen dem ersten und zweiten Hefte wurde mir durch eine in jene Zeit fallende persönliche Krisis aufgezwungen. Im Jahre 1864 begannen nämlich mich völlig absorbirende Kämpfe um meine die Basis meiner materiellen Existenz bildende Schöpfung, den Thiergarten in Wien, die im Jahre 1866 mit dem Untergange dieses Institutes abschlossen und mich zwangen, zuerst ein Jahr ausschließlich und dann weitere Jahre zum größten Theile eine zahlreiche Familie mit der Feder zu ernähren, wobei mir jede Muße fehlte, mich mit derartigen Arbeiten, wie die vorliegende, zu befassen, die vor Allem Zeit erfordern. Auch die zweite Pause war mir durch persönliche Verhältnisse aufgezwungen. Nur mit Mühe hatte ich mir, eingezwängt zwischen die Anforderungen der Brotschriftstellerei und die eines kleinen Lehramtes, die Muße für das zweite Heft errungen, als mein Lehramt anfing, sich auszudehnen und immer complicirter zu gestalten, ohne daß ich wesentliche Erleichterung nach der ersten Seite hin mir verschaffen konnte und so mußte ich den aufgenommenen Faden wieder fallen lassen.

Mit meiner im August vorigen Jahres erfolgten Ernennung zum definitiven Hauptlehrer für Anthropologie und Zoologie am hiesigen Polytechnikum hat diese Sturm- und Drangperiode bis zu einem gewissen Grad ihren Abschluß erreicht und das Erste, zu was ich schritt, war die im jetzt fertigen dritten Heft gebotene Abzahlung meiner langen Schuld an meine nachsichtigen Leser, die mir allerdings erst durch ein nicht genug anzuerkennendes Entgegenkommen der Verlagsbuchhandlung, der ich hiermit öffentlich hiefür, sowie für die von ihr geübte Nachsicht danke, in der vorliegenden Weise möglich war.

Diese Geschichte des jetzt fertigen Buches hat jedoch nicht blos ihre persönliche Seite. Daß ein Zoologe, dessen erste, schon am Schlusse der fünfziger und Anfange der sechziger Jahre erschienenen Arbeiten eine wohlwollende Beachtung fanden und der zwanzig Jahre lang an dem Fortschritte dieser Wissenschaft einen wenn auch bescheidenen Antheil nahm und der, ohne unbescheiden zu sein, sagen darf, daß er in der Reihe der Kämpfer für das Recht und die Bedeutung der Zoologie nicht der letzte war, erst nach zwanzig Jahren in das, was man im Leben einen sicheren Hafen nennt, einzulaufen vermochte, ist nebstbei auch ein Symptom einer noch nicht beendigten Periode der gegenwärtigen geistigen Entwicklung und deshalb gestattet mir der Leser vielleicht folgende biographische Notizen:

Im Jahre 1858 beantwortete das philosophische Professoren-Collegium der Universität Wien mein Gesuch um Habilitirung als Privatdocent für Zoologie und vergleichende Anatomie mit dem Antrage an das in v. Thun's Händen befindliche Unterrichts-Ministerium, für mich einen ordentlichen Lehrstuhl an der philosophischen Facultät zu errichten. Als ich nach monatelangem Warten mich auf dem Ministerium nach dem Schicksale meines Gesuches erkundigte, wurde mir mündlich mitgetheilt, daß ein Hinderniß, den Antrag des Professoren-Collegiums anzunehmen, vorliege, nämlich meine protestantische Confession;

wenn ich mich entschließen könnte, zu convertiren, so werde die Sache günstig erledigt werden. Mit der Weigerung, den finsteren Mächten des damals in Oesterreich Alles beherrschenden Ultramontanismus den Pantoffel zu küssen, war mir der akademische Weg in Oesterreich verschlossen, und, da mich persönliche Beziehungen an diesen Boden fesselten, so machte ich den allerdings tollkühnen Versuch, in Wien, diesen Mächten zum Trotz, ein der freien Forschung dienendes, von der Regierung unabhängiges Institut mit Hilfe des Publicums in's Leben zu rufen. Der Kern desselben sollte der Thiergarten sein. Der wurde auch erzwungen, allein nach kurzem Glanze erlosch er wie ein Meteor in dem Strudel der politischen, finanziellen und kriegerischen Wirren, welche die den Jahren 1864 bis 1866 gewidmeten Blätter der österreichischen Geschichte füllen. Nach zehnjährigem Aufenthalte verließ ich Oesterreich, reich an Erfahrungen aus Thier- und Menschenleben und mit dem Bewußtsein, einerseits mit Feder und Zunge der römischen Hydra manche empfindliche Wunde beigebracht und mit anderen Gleichgesinnten der Freiheit des Denkens eine Gasse gemacht zu haben, andererseits viele gegenseitige Beziehungen der Sympathie mit mir zu nehmen, die nie erlöschen werden.

In meiner alten Heimat angekommen, stieß mein Bestreben, zu dem wissenschaftlichen Lehramte zurückzukehren, auf anderartige Schwierigkeiten. Von den localen spreche ich nicht, sondern von den allgemeinen. In hochgehenden Wogen tobte der Kampf, den die unter Darwin's Fahne marschirende freie Forschung gegen wissenschaftliche Dogmen aufgenommen hatte, und je siegreicher die letztere vorschritt, umsomehr verwandelten sich die Universitäten des jetzigen deutschen Reiches in die Bollwerke des alten Glaubens, deren Besatzung die volle Schale ihres Zornes über jene Heerrufer im Streite, zu denen auch ich gehörte, ausgoß und ihnen die Bahn zum akademischen Lehrstuhle gründlich verlegte. Die Rolle, die mir wie anderen meinesgleichen

gegenüber in Oesterreich der Ultramontanismus gespielt hatte, übernahm auf dem neuen Boden der Dogmatismus der alten Schule der Naturforschung.

So ist denn meine vorliegende Schrift in drei Theile zerfallen, zwischen denen zwei große Gedankenstriche stehen, die wenigstens mir sehr viel zu denken geben, denn sie sind die Narben von zwei herben Wunden im Kampf um's Dasein. Dem Leser gegenüber tröstet mich der Gedanke, daß solche Schrammen keine Schande sind.

Stuttgart, 8. Mai 1876.

G. Jäger.

Inhalts-Verzeichniß.



Zoologische Briefe.

Von

Dr. Gustav Jäger

Lehrer der Zoologie an der land- und forstwirthschaftlichen Akademie Hohenheim
und dem k. k. Polytechnikum in Stuttgart.



II. Lieferung.

Mit 49 Holzschnitten.

Wien 1870.
Wilhelm Braumüller
k. k. Hof- und Universitätsbuchhändler.



Fünfter Brief.

Morphologie ist der Leitfaden zur Auffindung des Stammbaums.

Zwischen der Abfassung meiner vier ersten Briefe und des gegenwärtigen liegt das Erscheinen des Darwin'schen Buches, mit anderen Worten der Sieg der Transmutations-Lehre. Mit ängstlicher Miene sehen wir die immer mehr sich lichtenden Reihen der Gläubigen an die Unveränderlichkeit der Species ihre Schränke betrachten, düstere Sorgen steigen in ihnen auf, es möchte der Inhalt derselben, den sie mit dem Fleiß eines Menschenlebens in disciplinirte Ordnung gebracht, auf's neue lebendig werden, und sich in jenes Chaos auflösen, über das Vater Linné zum erstenmal den Ordnungsruf erschallen ließ „Es werde Licht!"

Subjektives Moment in der Opposition gegen die Transmutationslehre.

Es ist gewiß, daß viele der heutigen Gegner der Umwandlungslehre dieß nicht deshalb sind, weil sie thatsächliche Lücken oder Widersprüche in derselben gefunden haben, sondern aus jenem instinktmäßigen Widerwillen gegen die Störung der Ordnung, der bei Jedem vorausgesetzt werden muß, der sich das Ordnen zum Lebensberuf gewählt hat. Ihre Gegnerschaft ist weniger das Resultat exakter wissenschaftlicher Prüfung, als vielmehr Gefühlssache, und ich bin überzeugt, daß, wenn man dieses subjektive Moment der ganzen Streitfrage entziehen könnte, so gäbe es längst keinen Streit mehr, jeder würde sich vor der Unerbittlichkeit der Logik beugen, mit der die Umwandlungslehre jede ihr entgegenstehende Hypothese vom Boden der empirischen Forschung hinausschiebt auf den des, subjektivem Ermessen anheim gestellten,

Wunderglaubens; denn es kann nicht genug hervorgehoben und festgehalten werden, daß die Ansicht, als ob die Thiere und Pflanzen noch auf einem andern Wege entstehen könnten, als auf dem heutzutage noch zu beobachtenden, nichts anders ist, als eine rein subjective Vermuthung, für welche kein einziger positiver Beweis in's Feld gestellt werden kann, und daß negative Beweise hier keine Beweise, sondern nur Lücken in unserer Erkenntniß sind, dürfte jedem Logiker klar sein.

Die Transmutationslehre verlangt ein neues System in Stammbaumform.

Für den, der seine Wissenschaft ernst nimmt, der nicht gewöhnt ist, sich mit Sophismen über entgehenstehende Schwierigkeiten hinweg zu helfen, bleibt kein anderer Ausweg, als frisch an's Werk zu gehen, und sich nach einem festen Leitfaden umzusehen, der ihn in den Stand setzt, den dunkeln Wegen der Umwandlung der organischen Wesen nachzuspüren, und so Perle um Perle der plötzlich zerrissenen Schnur zusammen zu fügen zum Stammbaum der organischen Wesen.

Ich habe schon früher bemerkt, daß die Lehre vom Thier- und Pflanzenreich sich jetzt in derselben Lage befindet, wie die Völkerkunde. Sie muß aus dem Kinderzustande der Beschreibung in das Stadium der genealogischen Forschung übertreten, und hier gibt es nur zwei Wege, die aktenmäßige historische Methode, oder die vergleichend morphologische.

Betrachten wir die Aussichten, welche uns diese beiden Wege bieten, etwas näher.

Aussichtslosigkeit der historischen Methode.

Andere Acten als die fossilen Einschlüsse der Erdrinde, gibt es für den Stammbaum der lebenden Wesen nicht.

Wie sieht es nun auf diesem Gebiete aus? können wir die Hoffnung hegen, aus diesem Materiale allein eine auch nur annäherungsweise Vorstellung von dem genealogischen Zusammenhang zu gewinnen? — Obwohl die Paläontologie von Hause aus nicht mein Fachstudium war, habe ich mich doch, geführt von der erfahrenen Hand meines Freundes Dr. Rolle, genügend umgesehen, um zur Entscheidung kommen zu können, daß die Paläontologie für derlei Untersuchungen noch nicht die genügende Basis liefert. Es könnte vielleicht mit dem vorhandenen Ma-

teriale gelingen, beispielsweise die Summe der bekannt gewordenen ausgestorbenen Elephanten oder Rhinoceros-Arten zu einem Stammbaum zu vereinigen; allein sobald man die weiter rückwärts liegenden Knotenpunkte aufsuchen will, so geräth man in's Stocken, da das Material absolut unzureichend ist; es hat dasselbe immerhin noch den sehr bedeutenden Werth, uns mit einer Reihe verschiedener Anhaltspunkte zu versehen, die gleich Lichtpunkten in dem dicken Nebel der Vorzeit aufglänzen, allein sie leuchten noch nicht stark genug, um die Irrwege der Generationsfolge sichtbar zu machen. Man könnte nun freilich der Wissenschaft und ihren Jüngern Geduld predigen, sie auf die Zukunft, auf die dereinst anzuhoffende Ausbeutung unserer ganzen Erdoberfläche zu vertrösten, allein die Frage ist nur die: kann und soll die Wissenschaft warten? Ist überhaupt vorauszusetzen, daß die Natur all die Phasen der Entwicklung zwischen den Schichten ihres Mantels so getreulich aufbewahrt hat, und daß, auch wenn dies der Fall wäre, wir sie alle finden würden? Ich glaube nein, und soll, wenn dieß feststeht, die Wissenschaft darauf verzichten, andere Wege einzuschlagen, die, wenn auch nur annäherungsweise, zu dem gewünschten Ziele führen, die uns gestatten, einen Stammbaum zu entwerfen, der, wenn er sich auch noch so sehr von dem Wahren entfernt, eine Fülle der befruchtendsten Ideen für die empirische Forschung enthält, ihr ganz neue Wege erschließt, ungeahnte Beziehungen aufdeckt, und eben in seiner Unvollkommenheit die sicherste Garantie für seine allmählige Vervollkommnung besitzt; reizt ja doch nichts mehr zur Forschung als das Bewußtsein einer Erkenntnißlücke.

Warten darf man nicht.

Die folgenden Briefe sind dazu bestimmt, einen solchen Weg zu zeigen, und den ersten schwachen Anfang zu machen zur Aufstellung eines hypothetischen Stammbaumes, wobei ich mir jedoch sehr gut bewußt bin, wie unvollständig und wie leicht fehlgegriffen ein solcher Versuch ausfallen muß, aber ich thue es in der Hoffnung, bei diesem Versuch mehrere Fragen anregen zu können, welche würdige Aufgaben der Detailforschung sind,

und um die Ummandlungslehre practisch von dem Vorwurf zu befreien, als wirke sie destructiv.

Die Morphologie führt zu einem hypothetischen Stammbaum.

Der Weg, den ich für allein betretbar halte, der, wenn auch schwer zu wandeln, und voll gefährlicher Irrungen ist, doch ein gewisses, wenn auch weitmaschiges Coordinaten- und Abscissennetz über diese Terra incognita wirft, ist der morphologische.

Kosmischer Entwicklungsgang ist analog dem des Individuums.

Ich schicke hier voraus, daß schon Agassiz die Behauptung aufstellte, daß der kosmische Entwicklungsgang der lebenden Wesen eine gewisse Aehnlichkeit mit der Entwicklung des Individuums zeige, nicht mit Unrecht wurde dieser Ausspruch beifällig aufgenommen, und wenn er auch manche Restriction erfahren mußte, so wird doch heute seine Berechtigung nicht mehr in Abrede gestellt.

Um ihn vollständig würdigen zu können, ist es übrigens nothwendig, erstens die frühesten morphologischen Vorgänge genau in's Auge zu fassen, und zweitens ganz abzusehen von allen physiologischen Verrichtungen.

Wichtig sind zuerst die frühesten Entwicklungsstadien.

Ich werde dieß gleich hier kurz begründen. In Bezug auf den ersteren Satz gilt Folgendes: Wenn man sich nur an die späteren Entwicklungsphasen der höheren Thiere hält, so tritt wohl eine gewisse Aehnlichkeit derselben mit stabilen Thierformen hervor, es ist beispielsweise nicht schwer, Entwicklungs-Stadien eines Säugethier-Embryos namhaft zu machen, die an den stabilen Zustand des Fisches und des Amphibiums erinnern; allein für diejenigen, deren Auge geübter ist, Differenzen zu sehen, als Aehnlichkeiten zu erkennen, sind die Grundlagen für die spätere Differenz im erwachsenen Zustande viel zu deutlich, als daß er nicht versucht wäre, die Aehnlichkeit zu ignoriren.

Ganz anders ist dies, wenn man die frühesten Entwicklungsstufen in's Auge faßt. Erstens erweitert sich der Horizont, man tritt augenblicklich aus der engbegrenzten Classe, z. B. der Wirbelthiere, auf welche die Agassiz'sche Theorie vorzugsweise angewendet wurde, heraus, und wird in die Möglichkeit versetzt, die vergleichende morphologische Untersuchung nicht nur über das ganze Thierreich, sondern auch über das ganze Pflanzenreich aus-

zudehnen, und zweitens kommen hier Entwicklungs-Phasen vor, deren Uebereinstimmung selbst für den haarspaltendsten Scharfsinn nicht mehr abzustreiten ist.

Physiologie leistet für diesen systematischen Zweck nichts.

Mein zweiter Ausspruch, daß man alle physiologischen Vorgänge, oder um mich genauer auszudrücken, die Verrichtungen der einzelnen Körpertheile gar nicht in Betracht ziehen dürfe, indem sie nur verwirrend wirken, erfordert eine längere Begründung, die ich übrigens hier nur theilweise gebe, weil ein anderer Theil der Gründe sich leichter am Schluß meines Briefes anbringen läßt.

Erblich sind in erster Linie die morphologischen Verhältnisse.

Unsere Aufgabe ist, die Gesetze der Umwandlung von Generation zu Generation zu studieren, und dabei kann doch nur die Reihe derjenigen Charaktere einen sichern Anhaltspunkt zum Auffinden der Verwandtschaftsbeziehungen geben, welche die zäheste Erblichkeit von Generation zu Generation besitzen, welche am wenigsten einer launenhaften, von zufälligen äußeren Existenz-Bedingungen hervorgerufenen Abänderung unterordnet sind, solche Charaktere sind nun gerade die morphologischen: mit einer seltenen Uebereinstimmung benützen alle Zoologen zur Auffindung versteckter Verwandtschafts-Verhältnisse die sogenannten rudimentären Organe, wie z. B. ein solches die gänzlich verrichtungslose Gebärmutter des männlichen Säugethieres ist. Diese sind ein Beweis, daß die morphologischen Merkmale eine zähere Erblichkeit besitzen, als die physiologischen. Es ist ganz richtig, wenn eine gewisse Verrichtung für ein Thier entbehrlich wird, so erfährt derjenige Theil des Körpers, der sie ausübte, eine Verminderung an Masse, Gliederung u. s. w., allein noch lange Zeit, nachdem er vollkommen entbehrlich geworden ist, bleibt er mit einer merkwürdigen Zähigkeit durch eine lange Reihe von Generationen und bildet einen sicheren Leitfaden bei der Erforschung der Abstammung. Anderseits sehen wir wieder, daß ein und derselbe Körpertheil bei ganz nahe stehenden Wesen zu ganz verschiedenartigen Verrichtungen verwendet wird. Ich erinnere in dieser Beziehung an die Verwendung des Schwanzes der Säugethiere, an die künstliche Umbildung der Staubfäden einer

Pflanze in Blumenblätter u. s. w. Daraus geht unwiderleglich hervor, daß nur die Form- und Zahlenverhältnisse einen sichern Leitfaden abgeben, während die Verrichtungen nach Zeit und Umständen in einer, man könnte fast sagen planlosen Weise wechseln. Man kann die letzteren gewiß ebensowenig zur Ermittlung der Verwandtschafts-Verhältnisse benützen, als wir von der Beschäftigung eines Menschen auf seine Abstammung schließen dürfen.

Es könnte vielleicht Manchem überflüssig erscheinen, daß ich dieses Verhältniß zwischen Morphologie und Physiologie so ausdrücklich betone, allein jeder, der sich die Geschichte und den jetzigen Zustand der vergleichenden Anatomie näher besieht, wird zugeben, welch' unendliche Verführung die Physiologie hereinzumengen schon darin liegt, daß wir mit den meisten anatomischen Namen instinktmäßig physiologische Vorstellungen verbinden, und ein Beweis, wie weit die Morphologie noch davon entfernt ist, von der Physiologie sich zu emancipiren, ist das Handbuch der Morphologie von Victor Carus, welches von der ersten bis zur letzten Seite nichts enthält als eine Localisirung der Funktionen.

Kehren wir nach dieser Abweichung zu unserem eigentlichen Gegenstande zurück, so lautet der Grund, warum ich die Morphologie für geeignet halte, einen Stammbaum der organischen Wesen zu entwerfen, folgendermaßen: Gleiche architektonische Verhältnisse des Körpers sind ein Hauptmerkmal in der Generationsfolge, sie sind es, welche sich am zähesten forterben, und die keine gewaltsamen Unterbrechungen erleiden, und wie wir sie tag-täglich beim Menschen benützen, um Vater und Sohn zusammen zu finden, so müssen sie auch beim Thiere den sichersten Aufschluß über die Generationsfolge geben.

Die Entwicklungsgeschichte gibt die weitgehendsten Aufschlüsse.

Der Grund, warum gerade diejenige morphologische Methode, welche streng der Entwicklungsgeschichte des Individuums folgt, auch in ferne Zeiten zurück genealogische Aufschlüsse geben muß, liegt darin, daß die einzelnen Entwicklungsphasen in der That alle architektonischen Verhältnisse durchlaufen, welche die Grundlage der Hauptabtheilungen des organischen Reiches bilden.

Da die Detail-Ausführung eine vollkommene Illustration

dieses Satzes bilden wird, so hebe ich nur den einen Umstand hier im Vorhinein heraus, daß die Entwicklung aller Individuen sowohl im Thier- als im Pflanzenreich von einer absolut gleichen architektonischen Form ausgeht; alle Thiere und Pflanzen sind im Beginn ihrer Entwicklung Eine Zelle — ein Factum, daß mehr als alles andere auf den gemeinschaftlichen Ursprung aller organischen Wesen hinweist, und uns zeigt, daß trotz der unendlichen Reihen von Generationen, welche seit der Entstehung des ersten organischen Wesens verstrichen sind, die architektonische Grundlage unverrückt dieselbe geblieben ist.

Skizze der Entwicklung des Individuums.

Anticipiren wir nun in etwas die weiteren architektonischen Veränderungen, so erkennen wir, daß aus dem einzelligen Zustande — wofern er nicht überhaupt stationär bleibt — durch die Theilung der ersten Zelle ein Zellenhaufen entsteht, dessen einzelne Theile sich nach bestimmten architektonischen Gesetzen in mannigfaltiger Weise zusammen fügen. Ich muß nun hier sogleich bemerken, daß in der Art, wie sich die ersten Zellen zusammen fügen, die weitgehendsten Differenzen sich zeigen, und daß nur zwei Arten derselben in der Entwicklungsreihe der höchsten Wesen wieder zu finden sind. Dieser Umstand ist wohl zu berücksichtigen und wir dürfen deßhalb nicht in den Fehler verfallen, etwa die Entwicklungsgeschichte der höchsten Thiere als Schema aufzustellen, in das die ganze organische Welt, ob sie will oder nicht — hineingezwängt werden muß. Es konnten dies nur Leute versuchen, welche von der fixen Idee der gerablinig aufsteigenden Entwicklung besessen waren. Man darf nicht vergessen, daß man es mit einem von der Wurzel an sich verästelnden Stammbaum zu thun hat, bei dem jeder abzweigende Ast seinen eigenen Entwicklungsgang verfolgt, trotz dem, daß er im gemeinschaftlichen Boden wurzelt.

Keine geradlinige Entwicklung.

Werthschätzung der Knospung des Generationswechsels und der Metamorphose.

Nachdem ich auf diesen einen möglichen Irrthum hingewiesen habe, muß ich noch von einigen exceptionellen Vorgängen des individuellen Entwicklungsganges sprechen, ehe ich zu dem Parallelismus des normalen Ganges komme, nämlich von der Knospung, der Metamorphose, und dem Generationswechsel.

Es ist nicht leicht fest zu stellen, ob und in wie weit diese Erscheinungen des individuellen Entwicklungsganges in dem kosmischen Entwicklungsgang der lebenden Wesen eine Rolle spielen. Man könnte eben so sehr geneigt sein, ihnen eine hohe Bedeutung beizulegen, als man anderseits bereit sein könnte, ihnen jede Bedeutung abzusprechen. Da ich im Verlaufe der Schilderung der Organisations-Stufen kaum die Gelegenheit haben werde auf die allgemeine Bedeutung dieser Entwicklungs-Vorgänge zurück zu kommen, da sie in gewissem Sinn nur Ausnahmen bilden, so glaube ich, daß es dem einleitenden Charakter dieses Briefes entspricht, eine Werthschätzung dieser Ausnahmen gleich hier zu versuchen.

I. Die Knospung.

Wenn man von der bei dem Titel Generations-Wechsel abzuhandelnden Bildung ungleichartiger Knospen absieht, und das Hervorknospen von Anhangs-Organen (Arm, Bein ꝛc.) nicht hieher rechnet, so dürfte die Knospung nicht in der geradlinigen Entwicklung des Stammbaums liegen, sondern immer das Zeichen für einen vom Hauptstamme abgehenden Seitenzweig sein, und auf diesen insofern hemmend eingewirkt haben, als es ihn verhinderte, eine hohe Organisations-Stufe zu erklimmen. In dem Momente, wo ein organisches Wesen anfing, Knospen aus sich zu treiben, mußte zunächst ein Stillstand in seiner weiteren Entwicklung eintreten, denn es ist eine unumstößliche Erfahrung der Garten-Cultur, daß die Verschiedenheit zwischen der Knospe und dem Mutterwesen eine weit geringere ist, als zwischen diesem und dem Sämling. Durch Knospung erben sich die individuellen Charaktere viel sicherer und beharrlicher fort, als durch die geschlechtliche Fortpflanzung.

Knospung führt zur Abzweigung vom Hauptstamm und verhindert das Aufsteigen zu hoher Organisation.

Es ist dies auch ganz begreiflich; die Knospe, die durch die ganze Zeit ihrer Entwicklung im innigsten organischen Zusammenhange mit ihrem Mutterwesen bleibt, ja ein förmlicher integrirender Bestandtheil dieses Letzteren ist, muß offenbar viel weniger von den abändernden Einflüssen der äußeren Verhält-

nisse abhängen, als das aus dem Samen oder dem Ei sich entwickelnde Individuum, das schon vor Beginn seiner Bildung dem Einfluß des Mutterwesens entzogen, und den äußeren Existenzbedingungen schutzlos überantwortet wird. Ferner ist es wohl nicht gewagt anzunehmen, daß der Beginn der Knospung gleichartiger Individuen das Zeichen für eine Abzweigung vom Hauptstamm gibt; nur der innigste Verband aller durch die Zelltheilung entstandenen Abkömmlinge der Eizelle konnte zur Ausbildung höherer Organisations-Stufen führen, während die auf Kosten des Bildungsmateriales vor sich gehende Knospentreibung gewissermaßen die Natur von der Nothwendigkeit befreite, neue Combinationen zu erfinden, unter denen die massenhaften Producte der Zelltheilung in gemeinschaftlichem Verbande fort existiren können.

Bildung von Individuenstöcken ermöglicht zahllose Variation.

Anders gestaltet sich jedoch dieses Verhältniß, sobald einmal der Proceß der Knospung so weit eingebürgert ist, daß die Knospe sich nicht mehr loslöst von ihrem mütterlichen Boden, d. h. sobald es zur Bildung von Individuen-Stöcken kommt, da eröffnet sich ein unendlich weiter Spielraum für morphologische Variation, die ihren Reigen mit dem Polymorphismus der auf einem Stock vereinigten Individuen beginnt.

Jedes Individuum des Stockes ist ja ein eigenes Substrat für eine Abänderung. Jetzt ist die durch die Knospung eingeleitete Periode des Stillstandes überwunden, es hat sich für den durch sie losgelösten Seitenzweig ein Weg zur Produktion neuer Formen erschlossen, denn die Möglichkeit der Combinationen eines Individuenstockes ist unendlich. Dieß macht uns auch den ungeheueren Formenreichthum erklärlich, den alle organischen Individuenstöcke, also vor Allem die Pflanzen und speciell die Phanerogamen, und unter den Thieren die Corallen aufzuweisen haben.

Für die Construirung des Stammbaumes dürfen wir jedoch nie vergessen, daß die Individuen-Stockbildung durch seitliche Knospung durchaus nicht in die Linie gerade aufsteigender Entwicklung fällt, sondern ein untrügliches Symptom für Neben-

abzweigungen ist. Wenn es außer dem Umstand, daß wir alle Individuen-Stock bildenden Wesen in eine nahezu planlose auf einem und demselben Niveau sich bewegende Verästlung auslaufen sehen, noch eines weiteren Beweises für die obige Behauptung bedürfte, so ist es die Thatsache, daß die Individuen-Stockbildung, bei den verschiedenartigsten Organisations-Stufen vorkommt. Einerseits sehen wir schon bei den einzelligen Algen die Verästlung, bei den vierschichtigen Hydroiden, den fünfschichtigen Anthozoen, und endlich bei den mit einem Darmschlauch versehenen Bryozoen. Also bei den verschiedenartigsten Wesen wiederholt sich diese Erscheinung, und es kann selbst bei der oberflächlichsten Betrachtung kein Zweifel darüber aufkommen, daß ein Vorgang, der sich bei so verschiedenartigen Wesen wiederholt, in keinem Zusammenhang mit der grad aufsteigenden Entwicklung stehen kann. Ein zweiter Grund liegt darin, daß wir uns nicht gut denken können, wie die Natur dazu gelangt sein sollte, bei Individuenstöcken auf dem Weg successiver Abänderung die disjecta membra auf eine andere, als die bei den Medusen vorkommende später zu schildernde Weise wieder zu sammeln, und zur individuellen Einheit zurückzuführen, welche doch unumgänglich nothwendig ist, wenn man zu höherer Organisationsstufe d. h. zu einer größeren Differenzirung der Schichten gelangen will.

II. Der Generationswechsel.

Mit diesem symptomatischen Ausdruck hat man das Resultat mehrerer verschiedenartigen entwicklungsgeschichtlichen Prozesse bezeichnet. Da man gerade bei der Darwin'schen Theorie mehrfach an dieses Wort angeknüpft hat, um die Entstehung neuer Thier- und Pflanzenformen plausibel zu machen, so erlauben Sie mir, verehrte Leser, hier etwas weiter auszuholen, und in Etwas dem speziellen Theile vorzugreifen.

Einer der wichtigsten Prozesse, die man mit dem Ausdruck „Generations-Wechsel" bezeichnet, fällt in entwicklungsgeschicht-

licher Beziehung vollkommen mit der Knospung zusammen. Es ist dies der Generations-Wechsel zwischen Hydroiden und Medusen; wie ich dieß im speziellen Theile zeigen werde, besteht zwischen diesen zwei Wesen genau dasselbe Verhältniß, wie zwischen einer Pflanze und ihrer Blüthe, und das Eigenthümliche liegt nur darin, daß die Blüthe des Hydroiden-Stockes sich ablöst, und als Meduse durch längere Zeit ein selbstständiges Leben führt.

Anthogenesis der Hydroiden eine Knospung.

Wir haben es also bei diesem Prozesse mit einem polymorphen Individuen-Stock zu thun, von dem eine durch Knospung erzeugte Individuengruppe sich ablöst. Frägt man nach der Bedeutung dieses Prozesses für die Ausbildung des Stammbaumes, so gilt hier so ziemlich dasselbe, was schon bei der Knospung gesagt wurde.

In aufsteigender Linie ist er ganz ohne Einfluß, er führt nur zur Bildung von Seitenzweigen, allein er steht in dieser Beziehung nicht einmal auf derselben Werthstufe wie die Knospung im Allgemeinen, er ist ihr insofern untergeordnet, als er nur das mögliche Resultat einer bestimmten Art der Knospenbildung, nämlich der sogenannten Polymorphen bildet. Um bei dem Bilde des Stammbaumes zu bleiben, bringt diese Art des Generations-Wechsels secundäre Seitenzweige an den durch die Knospung bewirkten Abzweigungen des Hauptstammes hervor. Nachdem sich beispielsweise von dem Hauptstamm des Thierreiches im Niveau der Vierschichtigkeit der Seitenzweig der Individuen-Stöcke bildenden Hydroiden abgehoben hat, knospt aus dem Letzteren als secundärer Seitenzweig die Ordnung der Medusen.

Anthogenesis bildet nur einen Trieb an einem Seitenzweige.

Wir müssen jedoch hier sogleich der Thatsache einige Aufmerksamkeit schenken, daß eine Abtheilung der Medusen die sogenannten Bedecktäugigen den Generations-Wechsel entweder gar nicht, oder nur höchst unvollkommen zeigen.

Fehlen des Hydroiden bei den höhern Medusen.

Dieser Zustand ist eine geradlinige Entwicklung aus dem ursprünglichen Verhältniß zwischen Hydroid und Meduse. Einmal sehen wir alle möglichen Stufen der Entwicklung, deren

Resultat eine Emanzipirung der Geschlechtsknospe von ihrer ungeschlechtlichen Amme ist, noch heutzutage permanent, und für's zweite gestatten uns die blüthentragenden Pflanzen ein directes Experimentiren in dieser Richtung. Wir können durch Mästung einerseits ein außerordentliches Uebergewicht der Pflanze über ihre Blüthe erzielen, und andererseits durch Verminderung der Nahrung der Blüthe ein Uebergewicht über die Pflanze verschaffen. Was ist nun leichter denkbar, als daß die äußeren Lebensverhältnisse fort und fort die Lebensdauer und damit die massige Entwicklung der Hydroidpolypen beschränken, und schließlich auf Null reduciren, während die Lebensdauer der Meduse in demselben Maße verlängert, und ihre massige Entwicklung begünstigt wird.

Generationswechsel der Echinodermen.

Ganz dasselbe, was ich hier von den Medusen sagte, gilt auch von den Echinodermen, nur mit dem Unterschied, daß das Echinoderm nicht eine Knospe an einem Individuen-Stock, sondern an einem einzelnen Individuum der sogenannten Amme ist, es bilden deshalb auch die Echinodermen eben so wenig einen Abschnitt des Hauptstammes als die Medusen, sie sind ein Seitenzweig.

Eingeweidewürmer.

Eine zweite Form des Generations-Wechsels ist der bei den Eingeweidewürmern vorkommende. Diesem möchte ich unter allen entwicklungsgeschichtlichen Prozessen den allergeringsten Einfluß auf die Gliederung und Verästelung des Stammbaumes zuschreiben. Es ist zu augenscheinlich, daß diese Alternirung der Generationen zwischen Finne und Bandwurm die einfache Consequenz der Alternirung ihrer exceptionellen Existenz-Bedingungen ist. Es gilt dies sowohl von dem Bandwurm und seiner Ammenform, als von den Distomen. Diese Art des Generationswechsels hat gewiß nur eben für diejenigen Thierformen einen Einfluß auf die Stammesfolgen gehabt, bei denen sie heute noch vorkommt.

Salpen.

Die dritte Form des Generations-Wechsels, wie wir sie bei den Salpen sehen, wo abwechselnd einzelne Individuen und Individuen-Ketten entstehen, ist ein Prozeß, den wir noch leichter ignoriren können, als die zwei vorhergehenden. Im Grunde ist

es auch nur eine Knospungserscheinung, bei welcher die Knospen dem Mutterthiere ziemlich ähnlich sind, und involvirt durchaus keinen Fortschritt, ich verweise den verehrten Leser übrigens auf den Brief, der sich mit dem Aufbau des Stammbaumes befaßt.

III. Die Metamorphose.

Metamorphose erhebt das Wasserthier zum Luftthier.

Dieser entwicklungsgeschichtliche Vorgang spielt unstreitig die wichtigste Rolle bei dem Höhen-Wachsthum des Stammbaumes. Mittelst dieses Prozesses hat sich aus den im Wasser lebenden Geschöpfen die Reihe der luftathmenden Wesen entwickelt, durch sie hat sich aus dem Seitenzweig der Gliederthiere die so formenreiche Ordnung der Insecten, und aus dem Knorpelfisch die Abtheilung der luftathmenden Wirbelthiere erhoben. Heut zu Tage fällt allerdings die Metamorphose nicht mehr genau zusammen mit dem Aufsteigen des Thieres aus dem Wasser in die Luft, allein ich hege die Ueberzeugung, daß es keine allzu gewagte Hypothese ist, die Metamorphose mit diesem Entwicklungs-Stadium des thierischen Stammbaums in Zusammenhang zu bringen. Eines steht fest: die untere Hälfte des Stammbaums der Thiere besteht aus lauter Geschöpfen, die im Wasser leben, wie auch eine Menge anderer Gründe uns zwingen, alles organische Leben aus dem Wasser abzuleiten. Der plötzliche Uebergang zum Luftleben setzt eine so durchgreifende Aenderung der Existenzbedingungen voraus, daß er nicht anders denkbar ist, als durch eine ebenso durchgreifende morphologische Veränderung des Thierkörpers. In dem Augenblick, wo das Thier auftaucht, und atmosphärische Luft zu athmen beginnt, wo die Atmosphäre seine äußere Oberfläche bespült, sie austrocknet, und für den Gasaustausch unzugängig macht, muß eine durchgreifende Umgestaltung den Körper diesen neuen Existenzbedingungen akkomodiren. Wie kann das anders geschehen sein, als durch eine Metamorphose?

Meine verehrten Leser werden mich fragen, woher wissen Sie das? Die Antwort ist sehr einfach. Wo wir heut zu Tage

im Lebenslauf des Individuums einen plötzlichen, durch keine Uebergangsterritorien gehenden Wechsel des Aufenthaltsortes sehen, finden wir ausnahmslos, daß er durch eine Metamorphose möglich gemacht wird, oder wie bei den Entozoen durch eine Art Generations-Wechsel. Ein Gesetz, das für jedes einzelne Individuum gilt, muß auch für die Gesammtheit Geltung haben, und aus diesem Grunde nehme ich keinen Anstand der Metamorphose diese Bedeutung für die Entwicklungsgeschichte des Stammbaumes zu vindiziren.

Einwände dagegen.

Man wird mir allerdings dagegen einwenden, daß erstens eine Menge von Thieren, z. B. die meisten Schmetterlinge, Käfer u. s. w. obwohl sie die ausgesprochenste Metamorphose zeigen, dennoch in ihrer Lebensgeschichte nichts von der Zweigetheiltheit des Aufenthaltsortes zeigen, daß die Larven dieser Thiere eben so gut in der Luft leben, als das entwickelte Insekt. Dieser Einwurf ist jedoch durchaus nicht im Stande die obige Behauptung zu alteriren. Gerade so wie die Regenwürmer, welche doch ganz gewiß von im Wasser lebenden Thieren abstammen, sich von diesem Medium emanzipiren konnten, ohne eine durchgreifende Abänderung, eine Metamorphose zu erfahren, so ist auch sehr leicht denkbar, daß bei Wesen, deren Larven ursprünglich im Wasser lebten, diese letztere sich allmählig diesem Aufenthaltsort ohne durchgreifende Gefährdung ihres Körperbaues entwinden konnte.

Man halte mir dabei nicht entgegen, daß hier ein Widerspruch in meinen Behauptungen liege, indem ich früher sagte: Der Uebergang aus dem Wasser in das Luftleben habe zur nothwendigen Voraussetzung die Metamorphose, während ich jetzt die Möglichkeit eines Uebergangs ohne Metamorphose aufstelle. Das Eine ist so gut richtig wie das Andere. Wenn ein Wasserthier *ohne irgend welche Vermittlung* in das Luftleben übergeht, dann wird und muß immer eine Metamorphose eintreten, allein es bleibt ja noch ein anderer Weg, bei dem dieser jähe Wechsel vermieden wird. Vom freien Wasser führt ein ganz allmähliger Uebergang durch den nassen Schlamm, die feuchte Erde, die mit

Wasser gesättigte Atmosphäre der Pflanzendecke hinüber zum Luftleben. Hiebei bedurfte es keiner plötzlichen Metamorphose, hier genügte die allmählige Abänderung im Lauf der Generation, um das Thier zum Luftleben geschickt zu machen. Wir haben somit bei dem Uebergang von dem Wasseraufenthalt in das Luftleben zwei Möglichkeiten auseinander zu halten. Die Eine ist der plötzliche Uebergang, und hier werden wir ausnahmslos die Metamorphose finden, und die zweite, der allmählige Uebergang durch die von den Existenzbedingungen geschaffenen Vermittlungs-Stadien, bei welchem die Metamorphose fehlt.

Nachdem ein Theil der Wesen den ersteren Weg betreten, sich durch die Metamorphose von der im Wasser lebenden Larve zu einem luftathmenden Thier aufgeschwungen hatte, und dieser Prozeß erblich geworden war, konnte die erstere d. h. die Larve den zweiten Weg betreten, und ohne neuerdings einer Metamorphose unterliegen zu müssen, zu einer luftathmenden Larve werden. Wir haben ja auch ein stabiles Beispiel für diesen Uebergang z. B. an den Larven vieler Dipteren, die zwar vollständig im Wasser leben und dennoch mit einem luftgefüllten Tracheensystem versehen sind, und an der Oberfläche Luft schöpfen, hier liegt die Emanzipirung der Larve vom Wasserleben schon sehr nahe.

Der zweite Einwand könnte dahin gehen, daß wir Thiere finden, bei denen sowol die Larve, als auch das vollkommene Wesen Wasserbewohner sind, bei dem also ebenso die Alternirung des Aufenthaltsortes fehlt, wie bei den sub Eins erwähnten Thieren. Ich rechne dahin z. B. die Wasserkäfer; auch dieser Einwand ist kein stichhaltiger: der Wasserkäfer ist ein unbestrittenes Luftthier, so gut als die Schildkröte, der Seehund, die Fischotter und der Wallfisch. Wir haben es hier nur mit einer Art retrograder Bewegung zu thun, welche ein Luftthier veranlassen kann durch Untertauchen in's Wasser sich seine Nahrung zu verschaffen; trotzdem, daß es schwimmt und taucht, hört es deswegen keinen Augenblick auf Luftthier zu sein, weder physiologisch noch morphologisch.

Der dritte Einwand könnte sich darauf beziehen, daß es eine Reihe von ausgesprochenen Wasserthieren gibt, welche eine Metamorphose in ihrer Entwicklung zeigen, trotzdem, daß sie es nie zum Luftleben bringen; dahin gehören gewisse Crustaceen, Mollusken und Fische.

Auch diese Thatsache steht nicht im Widerspruch mit meiner früheren Behauptung, diese ging ja nur dahin, daß wo im Entwicklungsgang eines Individuums ein jäher unvermittelter Uebertritt vom Wasser zum Luftleben stattfindet, wir ausnahmslos der Metamorphose begegnen, damit ist nicht gesagt, daß diese nicht auch unter anderen Verhältnissen vorkommen könne. Das Auftauchen aus dem Wasser ist nicht die Ursache der Metamorphose, sondern ihre Folge. Die Metamorphose ist bei den vorliegenden Untersuchungen für uns zunächst ein eben solches Fait accomplie, wie die Entwicklung selbst, uns beschäftiget sie nur in soweit als sie eine der Ursachen für die Entwicklung und Verästelung des Stammbaumes ist. Der Prozeß hat sich aus uns vorläufig unbekannten Ursachen bei den Wasserthieren eingeführt und nachdem dieß geschehen war, benützte ihn die Natur als einen der Wege, auf dem sie die Thiere zum Luftleben hinüberleiten konnte. Es bildet somit diese Erscheinung, abgesehen von ihrem ursächlichen Momente eine Ursache für sich, welche die Anbahnung des Luftlebens zur Folge hatte.

All dies berechtigt uns zu der Annahme, daß die Metamorphose bei der Entwicklung des Stammbaumes eine wichtige Rolle spielte, indem sie einerseits aus Seitenzweigen des Stammbaumes secundäre Zweige hervortrieb, und anderseits der Fortentwicklung des Hauptstammes willfährig geworden ist. Wir müssen ihr somit unter den drei besprochenen entwicklungsgeschichtlichen Prozessen den ersten Rang einräumen.

Wir werden in späteren Briefen noch öfter darauf zurückkommen, in welchen speziellen Fällen die drei erwähnten entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge einen entscheidenden Einfluß auf den Stammbaum gehabt haben, allein es war nothwendig gleich

im Beginn die prinzipielle Bedeutung zu erörtern, um späteren Wiederholungen ausweichen zu können.

Wenden wir uns jetzt zu dem Kern der zunächst liegenden Aufgabe, nämlich zur Zerfällung des individuellen Entwicklungsprozesses in diejenigen Stadien, welche eine durchgreifende Aenderung der architektonischen Verhältnisse zeigen.

Zerfällung des individuellen Entwicklungsprozesses in Organisationsstufen.

Wir müssen hier noch einmal eine Ausscheidung vornehmen, ohne welche wir leicht Gefahr laufen könnten, speciellen Verhältnissen, welchen eine ähnliche Sonderbedeutung zukommt, wie dem Generationswechsel, der Metamorphose und der Knospung, eine ungerechtfertigte Wichtigkeit beizulegen, wie es unter den Nachfolgern von Agassiz, z. B. Vogt, in seinen zoologischen Briefen gethan hat, ich meine hier das Vorhandensein des sogenannten Nahrungsdotters in dem Ei. Es ist ganz richtig, daß dieser Umstand eine nicht unbedeutende Rolle spielt, allein erst in den höheren Regionen des Stammbaumes, d. h. erst dann, nachdem die Thierwelt auf der höchsten Organisationsstufe der Schichtung angelangt ist. Ja, es wird durch das Vorhandensein eines Nahrungsdotters eine so erhebliche Abweichung in dem individuellen Entwicklungsgang hervorgebracht, daß man bei alleiniger Berücksichtigung derartiger Entwicklungsgeschichten nicht leicht zur Erkenntniß der tiefer liegenden wichtigsten Organisationsstufen kommen würde. Es würde uns zu leicht jede Möglichkeit des Vergleiches nicht nur zwischen Thier- und Pflanzenreich abhanden kommen, sondern gerade die untere Hälfte des thierischen Stammbaumes, in welche alle Knotenpunkte der Zertheilung fallen, wäre unauflösbar. Wir ersuchen also den Leser, der bei der Entwicklung des Individuums an die embryonalen Vorgänge bei Säugethieren, Vögeln, Fröschen, Cephalopoden und Insekten denkt, sich alles dies zunächst vollständig aus dem Sinne zu schlagen, und sich die Entwicklung der Würmer, Polypen und niederen Mollusken gegenwärtig zu halten, so

Vom Nahrungsdotter ist hiebei abzusehen.

lange wir von den Organisationsstufen reden. Ich werde dann später am geeigneten Orte zeigen, welche Modification die Anwesenheit eines Nahrungsdotters hervorbringt, und zwar dann, wenn wir mit der Darstellung der Organisationsstufen zu Ende sind. Wir haben es dabei ja nur mit den Blüthen des Baumes zu thun, den wir zuerst construiren müssen, ehe wir zu diesen kommen.

Plasmatischer Zustand.

Die niederste Stufe des organischen Lebens ist der Zustand, welcher der Bildung der Zelle vorausgeht. Auf ihr besteht das lebende Wesen einfach aus einem mehr oder minder umfangreichen Tropfen jenes lebendigen, späterhin den Zellinhalt bildenden Stoffes, welchen die Botaniker Protoplasma, die Zoologen Sarcode nennen. Er ist das zur Zellbildung unerläßliche Material, ist der Träger des Lebensprozesses und alle übrigen Theile der Zelle sind das Produkt seiner Lebensthätigkeit. Im individuellen Entwicklungsgang tritt uns dieser primitive Zustand häufig deshalb nicht entgegen, weil das Ei anf dem Wege der Zelltheilung meist sofort als fertige Zelle erscheint, um so sicherer aber finden wir ihn bei vergleichender Betrachtung, indem die Wurzelfüße, Mycetozoen ꝛc. entweder bleibend wie die ersteren, oder vorübergehend wie die letzteren darin verharren.

Einzelligkeit.

Auf der zweiten Organisationsstufe haben wir es zu thun mit der fertigen Zelle und hier ist wieder die erste Stufe unstreitig derjenige Zustand, in welchem das organische Wesen eine einzige Zelle ist, ihr steht der zweite Zustand als höhere Stufe gegenüber, wo der Thier- oder Pflanzenleib aus einer Mehrzahl von Zellen besteht: die Einzelligkeit und die Mehrzelligkeit. Bei der Einzelligkeit gibt es keinerlei Unterabtheilungen von architektonischem Belang, sobald wir eben die Zelle als die architektonische Einheit annehmen. Ganz anders dagegen ist es bei der Mehrzelligkeit, sie zerfällt — und muß zerfallen in eine größere Zahl der verschiedenartigsten architektonischen Unterabtheilungen, je nach Zahl, Beschaffenheit und Gruppirung der zum organischen Leib verwendeten Bausteine, ja unsere ganze Auf-

gabe concentrirt sich auf die naturgemäße Zerfällung der Mehrzelligkeit in diejenigen architektonischen Gruppen, welche die Abschnitte des aufsteigenden Stammbaumes bilden.

Gleichzelligkeit oder Einschichtigkeit.

Die erste Stufe der Mehrzelligkeit ist offenbar derjenige Zustand, in welchem der organische Leib aus einer Vielzahl gleichartiger Zellen besteht. Wie diese gleichartigen Zellen architektonisch an einander gefügt sind, ist zwar, wie wir später bei der Detailbetrachtung sehen werden, höchst wichtig und interessant, indem hier ein Wald von Nebenzweigen entspringt; allein den Werth von Organisationsstufen können wir doch diesen zahlreichen in gleicher Horizonthöhe liegenden Modalitäten nicht vindiciren, denn wir wollen nur das eine Organisationsstufe nennen, was als vorübergehender Zustand, als embryonales Stadium, bei allen über die betreffende Stufe hinauswachsenden Organismen vorkommt.

Zweischichtigkeit.

Die zweite Stufe erreicht die Mehrzelligkeit, sobald die Zellen in zwei Gruppen von verschiedenartiger Beschaffenheit und Lagerung zerfallen. Auf dieser Stufe verringert sich die Zahl der architektonischen Möglichkeiten ganz auffallend, und zwar aus Gründen physiologischer Natur, deren Erörterung wir auf die Detail-Darstellung verschieben. Sobald nämlich zwei Arten von Zellen zur Bildung eines Thier- oder Pflanzenleibes zusammentreten, lagern sie sich schichtenweise so, daß die gleichartigen Zellen eine in sich zusammenhängende Schichte bilden. Dieses Gesetz der Schichtung gilt nicht blos für den Fall, wo wir es mit zweierlei Zellen zu thun haben, sondern beherrscht, von hier angefangen, die ganze organische Natur im Thier- sowohl als Pflanzenreich. Es ist das Gesetz der concentrischen Schichtung, das den Schlüssel für die meisten morphologischen Verhältnisse abgibt, und dem ich seiner Zeit eine eigene Besprechung zuwenden werde.

Drei-, Vier- und Fünfschichtigkeit.

Von diesem Momente an steigen die Organisationsstufen in ruhiger Aufeinanderfolge aufwärts, auf die Zweischichtigkeit folgt die Drei-, Vier- und Fünfschichtigkeit, und erst nach dieser tritt ein neues Element in die Schichtung ein, nämlich die

Bildung von Schichtengruppen, d. i., wie wir später sehen werden, die Trennung des geschichteten Thierkörpers in zwei correspondirend d. h. aus gleichartigen Schichten gebaute Schläuche, den Darm- und den Hautmuskelschlauch.

Segmentirung.

Das letzte Element in der Entwicklung, welches den Rang einer Organisationsstufe in Anspruch nehmen kann, ist die Segmentirung des in concentrische Schichten gespaltenen Thierleibes. Doch muß hier sogleich bemerkt werden, daß die Segmentirung in gewissem Sinn die früheren Organisationsstufen kreuzt, oder um mich genauer auszudrücken, daß es Wesen gibt, welche eine Segmentirung zeigen, auch ohne daß sie die höchsten Organisationsstufen der Schichtung durchlaufen hätten; wir finden sie beispielsweise bei dreischichtigen Pflanzen und dreischichtigen Thieren. Es ist dies auch insofern nicht auffallend, als die Trennungslinien der Segmente eine ganz andere Richtung zur Körperaxe haben, als die der Schichten; laufen die letzteren der Körperaxe respective der Oberfläche des Körpers parallel, so stehen die ersteren senkrecht darauf. Eine weitere Stufe wird in Verfolgung der Segmentirung erreicht durch die Differenzirung des Körpers in Segment-Reihen, und in letzter Instanz stehen die Segment-Gruppen.

Parallele Entwicklungsstadien.

Diese hier angeführten Organisationsstufen sind gewissermaßen die Horizonte, welche der Stammbaum in seiner Entwicklung durchläuft, gerade so wie es die Stadien sind, welche das Individuum bei seiner Entwicklung durchmacht. Die ursprünglich einfache Eizelle ist die erste Organisationsstufe — Einzelligkeit. Mit der Bildung gleichartiger Embryonalzellen durch die sogenannte Dottertheilung oder die Blastodermbildung ist die zweite Organisationsstufe erreicht, die der Gleichzelligkeit oder Einschichtigkeit. Der Zustand, in welchem die Embryonalscheibe aus zwei Blättern besteht, dem sogenannten animalen und vegetativen Blatt, repräsentirt die dritte Organisationsstufe, die Zweischichtigkeit; sobald zwischen diesen beiden das sogenannte Gefäßblatt der Embryologen sich einschiebt, ist mit der Dreischichtigkeit die vierte Organisationsstufe vorhanden und im Mo-

ment, wo die Darmplatte, deren Fortsetzung den Dottersack bildet, von der in die Eihäute sich fortsetzenden Leibeswand sich abhebt, hat der Embryo eines Wirbelthieres zu derjenigen Organisationsstufe sich erhoben, hinter der die Pflanzenwelt zurückbleibt, die als die erste ausschließlich thierische bezeichnet werden kann: er besteht aus zwei Schichtengruppen.

Auch bei dieser Eintheilung gibt es keine scharfen Grenzen.

Ehe wir zu der detaillirten Schilderung der Organisationsstufen übergehen, muß ich die Bemerkung voranschicken, daß auch diese Classifications-Methode wie alle anderen daran leidet daß es Wesen gibt, deren Entwicklung genau an der Grenze zwischen zwei Organisations-Horizonten inne hält, und bei welchen man deshalb in Verlegenheit kommen wird, ob man sie in den höheren oder tieferen Horizont einreihen soll. Solche Uebergangsstufen sind rücksichtslosen Systematikern allerdings ein Dorn im Auge, sobald man aber zur Abstammungslehre sich bekennt, so bilden sich nichts weniger als eine Verlegenheit. Sie fügen sich dem Stammbaum organisch an als Seitenzweige, können aber darum bei dem ersten Entwurf der Haupttheile des Stammbaumes ruhig bei Seite gelassen werden. Ueberhaupt werde ich in der zunächst folgenden Darstellung von den Seitenzweigen noch ziemlich abstrahiren, ich werde mich darauf beschränken, für die Abzweigung derselben den Organisations-Horizont anzugeben, und zu bestimmen, bis zu welchem sie sich erheben. Erst ein späterer Brief wird sich mit der Detaillirung des Stammbaumes befassen, doch muß ich mich bei dieser letzteren auf die Verfolgung des thierischen Stammbaumes beschränken, da ich aus Mangel an allseitigen botanischen Kenntnissen den Stammbaum der Pflanzen geübten Botanikern überlassen muß, wenn ich auch auf viele morphologische Parallelen mich näher einlassen werde.

Noch einmal Physiologie und Morphologie.

Zum Schluß dieses Briefes sei mir noch einmal gestattet, der Morphologie gegenüber der Physiologie das Wort zu reden. Ich habe zwar schon im Beginn des Briefes dieses Thema angeregt, allein jetzt nach der Darlegung der Methode, wie ich zur Aufstellung der Organisationsstufen gekommen bin, kann ich dem Eingangs Erwähnten noch Einiges hinzufügen.

Zerfällung in Organe unausführbar.

Die physiologische Anatomie, wie sie bisher fast ausschließlich betrieben wird, theilt den Thier- oder Pflanzenkörper in eben so viele Abschnitte, als es organische Verrichtungen gibt, sie geht hiebei von der Voraussetzung aus, daß es für jede dieser Verrichtungen einen von den übrigen Gebilden räumlich getrennten Bestandtheil, ein sogenanntes Organ gibt. Diese Anschauung hat sich in doppelter Weise als unrichtig gezeigt. Erstens gibt es eine nicht unbeträchtliche Anzahl organischer Wesen, deren Körper sich den scharfsinnigsten Bemühungen zum Trotze eben einmal nicht in verschiedene Organe theilen läßt. Zweitens hat die exacte Physiologie in neuerer Zeit zur unumstößlichen Thatsache erhoben, daß die organischen Verrichtungen nicht so, wie man früher glaubte, an ganz bestimmte Körpertheile gebunden sind, sondern daß beinahe jeder derselben, eigentlich jede einzelne Zelle, sobald sie nicht als leblos, d. h. dem Stoffwechsel entzogen, nur ein mechanischer Bestandtheil des Körpers ist, alle elementaren organischen Funktionen ausübt, und daß, wenn wir z. B. einen Theil eines Thierkörpers Athmungs-Organ nennen, dieß nur nach dem Satze, a potiori fiat denominatio, richtig ist.

Für die Frage von den Organisationsstufen mußte die physiologische Betrachtungsweise der organischen Körper einmal insofern unzulänglich sein, als es für diejenigen organischen Wesen, bei denen die Zerschneidung in Organe nicht mehr gelingt, an jedem Maßstab für die Bestimmung ihrer Organisationshöhe mangelte. Es sind keine Organe mehr da, und da die Organe den Maßstab bilden, so fehlt auch der Maßstab. Fürs Zweite muß bei denjenigen organischen Wesen, welche für gewisse Funktionen bestimmte Organe aufweisen, die Subjectivität in sofern eine ungeheure Rolle spielen, als es jedem Naturforscher frei stand, dieses oder jenes Organ als Maßstab zu benützen, denn da die Organe in ihrer Ausbildung durchaus nicht gleichen Schritt miteinander halten, so mußte natürlich, je nachdem man das eine oder das andere Organ als Maßstab benützte, ein bestimmtes Geschöpf auf einer höheren oder niederen

Stufe der Organisation erscheinen. Man hatte sich freilich schon länger darüber geeinigt, das Nervensystem als Gradmesser für die Organisationshöhe zu benützen, allein abgesehen davon, daß das Nervensystem, wenn man von den höheren Wesen zu den niederen hinabsteigt, beinahe unter allen Organen am frühesten verschwindet, und bei einem Zweig der organischen Wesen, nämlich den Pflanzen gar nicht vorkommt, ist es schon deshalb nicht geeignet als Gradmesser zu dienen, weil es nur einige wenige Typen zeigt, und somit nur eine ganz rohe oberflächliche Eintheilung zuläßt. Gänzlich verworfen muß natürlich die Methode werden, welche die an der Hand eines Organs gewonnenen Abtheilungen durch Zuhilfenehmen eines andern Organs in Unterabtheilungen zerfällt. Ueberhaupt leidet die physiologische Anatomie, welche namentlich in der Lehre vom Thierreich bis jetzt fast ausschließlich das Feld behauptet, an einem principiellen Fehler, sie will nämlich die Form aus der Verrichtung erklären, ohne zu bedenken, daß die Form nur genetisch erklärt werden kann, und daß zwei auf gänzlich verschiedene Weise entstandene Körper nicht deßhalb identisch genannt werden dürfen, weil sie zufällig die gleiche Verrichtung haben. So wenig es z. B. erlaubt ist, eine Dampfmaschine und den Wind deßhalb für gleichen Ursprungs zu erklären, weil beide die Verrichtung der Schiffbewegung haben, eben so wenig ist es der Anatomie erlaubt, die Haut des Regenwurms und die Lunge des Menschen in genetischen Zusammenhang zu bringen, weil beide die Funktion der Sauerstoffaufnahme ausüben. Nur die Physiologie ist berechtigt, die Funktion als tertium comparationis zu gebrauchen, die Anatomie als die Lehre von den auf dem Wege der Vererbung und successiven Abänderungen entstandenen Formbestandtheilen des Körpers hat sich nur zu halten an die Form selbst, und an die Entwicklungsgeschichte.

Wie wenig die Physiologie geeignet ist, über die Höhe der Organisation Aufschluß zu geben, lehrt ein einziger Blick auf die Entwicklungsgeschichte des Individuums, erst nachdem z. B. beim Embryo eines Säugethieres die Spaltung in Leibeswand

und Darmschlauch erfolgt, und die erstere längst in Segmente zerfallen ist, beginnen die sogenannten Organe sich zu bilden, der Embryo hat somit acht bis neun der oben angeführten Organisationsstufen durchlaufen, ehe von einer Lokalisirung der Funktionen überhaupt geredet werden kann, und es sind dieß gerade diejenigen Organisationsstufen, welche uns über den wichtigsten Theil des Stammbaumes, über den, von welchem ein ganzer Wald von Seitenzweigen sich erhebt, Aufschluß geben. Ohne die aufmerksame Betrachtung gerade dieser ersten Organisationsstufen sind wir gänzlich außer Stand gesetzt, den Stammbaum zu verstehen. Nehmen wir hiezu das, was ich Eingangs über die Inconstanz der Erblichkeit der Funktionen gesagt habe, so dürfen wir uns der Erwartung hingeben, daß wir bei strengerem Sich-halten an den morphologischen Aufbau einen Pfad wandeln, der gewiß sicherer als der physiologische ist, und der nicht sehr weit verschieden sein dürfte von dem Pfad, auf welchem die Natur im Laufe der den Erblichkeitsgesetzen gehorchenden Generationsfolge gewandelt ist.

Wir dürfen uns allerdings dabei nicht verhehlen, daß manche paläontologische Entdeckung die eine oder die andere unserer aprioristischen Combinationen über den Haufen werfen wird; allein der Gewinn dieser Methode wird immer der sein, daß wir die organischen Körper in eine Ordnung gebracht haben, welche

Vortheile der morphologischen Classifikation.

1. auf dem Boden der nunmehr zum Durchbruch gelangten Abstammungslehre steht,
2. für den Systematiker dasselbe leistet wie jedes andere System,
3. für den Anatomen mehr als jedes andere, weil die Diagnose weder aus willkürlich herausgegriffenen Merkmalen zusammengesetzt, noch eine bloße Beschreibung des Thieres, sondern eine complete Definition ist, aus welcher das anatomische Detail logisch entwickelt werden kann, und
4. so beschaffen ist, daß die Forschung, welche sich mit genealogischem Detail befassen will, eine sichere Operations-Basis gewinnt.

Wien, Ende 1863.

Sechster Brief.

Das Protoplasma.

Das letzte Jahrzehent ist von epochemachender Bedeutung für die Wissenschaft, wie keines in diesem Jahrhundert, und diese Thatsache ist geknüpft an zwei Namen: Darwin und Mayer. Durch die Entstehung der natürlichen Zuchtwahl und die Wandelbarkeit der Thier- und Pflanzenformen ist ein nie dagewesenes Leben in die Wissenschaft von den organischen Wesen gekommen und die Mayer'sche Wärme-Mechanik hat die ganze Physik und damit auch die Physiologie in einen Umgestaltungs-Prozeß versetzt, der seit der Entdeckung der Gravitations-Gesetze durch Newton und die Begründung der Lichtwellenlehre durch Young, Fresnel und Andere unerhört ist.

Die Jetztzeit der Wissenschaft.

Was Wunders, wenn in diesem Wettkampf Auseinandersetzungen, welche in der Richtung der Endziele irgend einer Wissenschaft vorzudringen suchen, schon nach wenigen Jahren wenn nicht geradezu überwunden, so doch lückenhaft sind! Dieß Schicksal trifft die in der ersten Lieferung dieser Schrift (dritter Brief) niedergelegten Anschauungen über die Entstehung der ersten Organismen. Damals galt die Zelle als die erste Stufe belebter Existenz, und in Bezug auf deren Entstehung damals noch sehr Vielen das Dogma: es gebe keine freie, d. h. elternlose Zellbildung. Ich habe in jener Auseinandersetzung dieses Dogma bekämpft, ohne daß damals schon sichere Daten vorlagen über die der freien Zellbildung vorausgehenden Zustände der lebendigen Substanz. Seitdem hat man erkannt, daß das Material für die Zellbildung nicht unmittelbar eine leblose

Rasche Veraltung der Ansichten.

unorganische Substanz ist, sondern ein bereits die Erscheinungen des Lebens darbietender Stoff, das sogenannte **Protoplasma**. Die freie Zellbildung besteht in einem Zerfall dieses Protoplasma's in kleine Tröpfchen, in denen wahrscheinlich eine concentrische Differenzirung einen Zellkern allein oder diesen und eine Zellhaut erzeugt (z. B. bei den Mycetozoen).

Noch einmal Urzeugung.

Die Frage nach der Entstehung der ersten Organismen hat es also nicht mehr mit der freien Zellbildung zu thun, sondern mit der Entstehung des Protoplasmas, und zwar um so mehr, als durch die hauptsächlich durch **Häckel** bewirkte Entdeckung der Moneren dargethan ist, daß die einfachsten Organismen noch nicht den Namen Zellen verdienen, sondern nur Klümpchen undifferenzirten Protoplasmas sind.

Der letztgenannte Forscher hat in seiner im Jahre 1866 erschienenen „generellen Morphologie" ohne Kenntniß meiner früher veröffentlichten Auseinandersetzungen in der ersten Lieferung des vorliegenden Werkes die Frage nach der Urzeugung in ähnlichem Sinne wie ich behandelt, nur, daß er, gestützt auf seine Kenntniß der Moneren, die Sache tiefer unten anfassen konnte. Wenn ich jetzt noch einmal auf diesen sicher des höchsten Strebens werthen Gegenstand zurückkomme, so geschieht es, um die Lücke auszufüllen, welche zwischen meinen früheren Auseinandersetzungen und der Darstellung **Häckel's** klafft, denn ich meine, wir haben beide fehlgegriffen — Häckel zu tief und ich zu hoch — und das Wesentliche, auf das es ankommt, liegt gerade in der Mitte. Ich thue es mit wesentlicher Benützung einer Abhandlung, welche ich vor Kurzem hierüber in der nur Fachleuten zur Hand kommenden Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie veröffentlicht habe.

Häckels Ansicht.

Häckel erklärt die Entstehung der Moneren für eine Art Krystallisation aus einer Mutterlauge, bei der nur die Quellungsfähigkeit der Eiweißkörper verhindere, daß das Geschöpf auch die Form eines Krystalls erhalten habe. Dieser Aufstellung kann man insofern vollkommen beipflichten, als ein Krystallisationsakt jedenfalls unter die Geschehnisse gehört, welche zur Erzeugung der ersten Organismen führten. Auch darin hat **Häckel**

das Richtige getroffen, daß die Quellungsfähigkeit der Eiweißkörper einer der wesentlichsten Punkte für das Zustandekommen der Eigenschaften belebter Wesen ist. Allein was er anführt, enthält nur die Vorbedingung für die Entstehung eines lebendigen Wesens, aber über den Akt des Lebendigwerdens ist nichts ausgesagt. Ein Stückchen irgend einer gequollenen Eiweißverbindung ist noch kein Protoplasma und ist auch nicht lebendig. Ich fahre nun fort mit den Worten meiner schon genannten Abhandlung:

Natur der Nerven- und Muskelkräfte.

Eine wissenschaftliche Vorstellung über Urzeugung läßt sich nur gewinnen, wenn man sich klar ist über die Natur der sogenannten Lebenskräfte, was nur möglich ist im Anschluß an die Resultate, welche die Untersuchung der zwei wichtigsten Lebenskräfte, nämlich die der Nerven- und Muskelfaser geliefert hat. Seit Dubois-Reymond erklärt man sie bekanntlich für elektrische und denkt sich die betreffenden Substanzen zusammengesetzt aus Molekülen mit elektrischen Gegensätzen behaftet, die eingebettet sind in einen feuchten, indifferenten Leiter, wie Ludwig in der zweiten Ausgabe seiner Physiologie sich ausdrückt, oder wie man jetzt wohl sagen muß, in eine erregende Flüssigkeit.

Demnach besitzen diese Gewebe etwa die Zusammensetzung einer galvanischen Säule. Für eine solche verlangt der Physiker viererlei: zwei differente Metalle, welche die Rolle der Elektromotoren spielen, drittens eine erregende Flüssigkeit und viertens die Herstellung einer Leitung zwischen den beiden Elektromotoren. Wie stimmt nun der optische und chemische Befund an den genannten lebendigen Substanzen zu dieser Forderung?

Natur der Protoplasma.

Optisch.

1) Optisch erkennen wir in Nerv und Muskel nicht nur, sondern in jedem lebendigen, thierischen Gewebe, kurz im einfachen sowohl als dem differenzirten Protoplasma, a) eine fein molekulare Substanz von stark lichtbrechender Eigenschaft, b) eine Grundsubstanz von geringerem Brechungsindex, die aber nie ganz homogen ist, sondern den Eindruck macht, als sei sie aus

zwei Stoffen gemischt, die sich nicht in einander gelöst haben und deren Brechungsindices zwar äußerst wenig, aber doch etwas verschieden sind. Wir haben also, wie es die Theorie der galvanischen Säule verlangt, drei optisch verschiedene Substanzen, und es hindert uns wohl nichts, in zwei derselben die beiden Elektromotoren und in der dritten die erregende Flüssigkeit zu sehen. Den Leiter, welcher die beiden Elektromotoren verbindet, finden wir wohl unschwer in der Flüssigkeit, welche die Nerven- oder Muskelfaser, oder die Zelle überhaupt umgibt, und es wird uns dann auch wieder begreiflich, warum das Protoplasma nur dann seine Lebenskraft entfalten kann, wenn es von einer Flüssigkeit benetzt ist, ohne sie aber entweder zu Grunde geht oder in den Zustand latenten Lebens verfällt.

Chemisch.

2. Der chemische Befund schmiegt sich der oben aufgestellten Forderung ebenfalls insofern an, als alle bisherigen Untersuchungen über das Protoplasma — ich berufe mich besonders auf die von Kühne — nachgewiesen haben, daß demselben nicht die Qualität einer einfachen chemischen Verbindung zukommt, sondern daß es ein Gemenge von mehreren chemischen Verbindungen ist. Die wichtigsten darunter sind ohne Zweifel die Eiweißverbindungen, die nie vermißt werden, und wenn man berücksichtigt, daß immer mehr als ein einziger Eiweißkörper in dem Gemenge sich findet (Kühne fand im Froschmuskel deren vier), so liegt die Vermuthung nahe, daß hier zwei Eiweißverbindungen genau so die Rolle der Elektromotoren spielen, wie bei der galvanischen Säule des Physikers zwei Metalle, ja vielleicht ist es eine dritte Eiweißart, welche die Rolle der erregenden Flüssigkeit spielt.

Unter diesen Umständen ist es gewiß nicht allzu gewagt, wenn wir die durch Dubois-Reymond ins Leben gerufene Theorie der Nerven- nnd Muskelkräfte erweitern und sie für die Lebenskräfte überhaupt in Anspruch nehmen. Es ist dies vielleicht um so weniger gewagt, wenn wir die Entdeckungen Becquerel's über die sogenannte Elektro-Capillarität hinzu-

nehmen. Nach ihnen ist ja die Endosmose, Exosmose und Dialyse gleichfalls auf die Entwicklung elektrischer Spannungen zwischen intra- und extracellulären Stoffen zurückzuführen. So paßt alles Wesentliche des Lebensprozesses zu unserer Theorie, die ich jetzt dahin formuliren möchte:

Theorie der Lebenskraft.

Das Protoplasma ist ein — wenn das Wort erlaubt ist — emulsives Gemenge aus mindestens drei chemisch differenten Stoffen, von denen mindestens zwei unter die Kategorie der Eiweißkörper gehören. Die durch die chemische Differenz wachgerufenen elektrischen Spannungen sind die Ursache der Reizbarkeit, Contractilität und des Stoffumsatzes, kurz, der Lebenskräfte. Zu ihrer Entbindung gehört eine, wenn auch nur minimale Flüssigkeitsschichte, welche das Protoplasma außen benetzt, und die Rolle des die Elektromotoren verbindenden Leiters spielt; fehlt sie, so haben wir den Zustand des latenten Lebens (der ja wohl immer Folge einer Vertrocknung ist). Im Ruhezustand befinden sich die Elektromotoren in der sogenannten peripolaren Anordnung. Die Reize verwandeln diese Anordnung in die dipolare dadurch, daß sie einseitig auf einen bestimmten Punkt wirken, dort die elektrische Spannung steigern und so den Gleichgewichtszustand in der Weise stören, daß die vom Reiz direct getroffenen Moleküle auf die benachbarten stellungsverändernd wirken. Beim Nerven verläuft diese Stellungsveränderung ohne Ortsveränderung, nicht aber beim Muskel und dem undifferenzirten Protoplasma, woher die Durchmesser-Veränderungen, d. h. die Contractilitäts-Erscheinungen stammen. Die Vorgänge des Stoffwechsels beruhen auf den elektrischen Spannungen zwischen den Stoffen des Protoplasma's und des Mediums, in dem es sich befindet (Becquerel's Elektrocapillarität). Der Stoffumsatz innerhalb des Protoplasma's ist ein dialytischer Vorgang und die dabei frei werdenden Kräfte erscheinen als thermische, elektrische, mechanische oder photische. Die Producte des Umsatzes, die Absonderungsstoffe, diffundiren entweder ohne weiteres in das umgebende Medium oder sammeln sich zuvor in Vacuolen, den

sogenannten Secretbläschen *Meckel's* an, und werden erst durch die Contractionen des Protoplasma's ausgepreßt.

Es wäre sicher Anmaßung, vorstehende kurze Formulirung für eine endgiltige oder vollständige erklären zu wollen (namentlich enthält sie nichts über die Theilungsvorgänge des Protoplasma's), allein mag sie nun in der Folge wie immer modificirt werden, eines wird bestehen bleiben: *die Natur des Protoplasma's als eines Gemenges aus Eiweißkörpern und die durch die chemischen Gegensätze bewirkten elektrischen Spannungen* und das genügt auch, um eine Vorstellung von dem Act der Urzeugung zu gewinnen.

Prozeß des Lebendigwerdens.

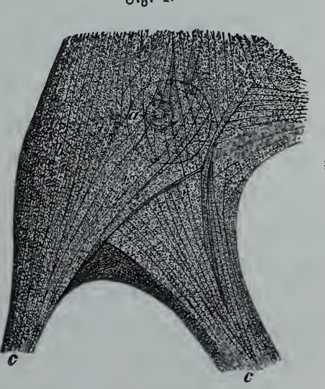
Sind nämlich die Lebenskräfte elektrischer Natur, dann ist der Prozeß der Urzeugung kein chemischer, sondern ein physikalischer. Die Voraussetzung für dieselbe sind die Eiweißkörper, und zwar mindestens zwei verschiedene und eine dritte organische Verbindung, die vielleicht auch ein Eiweißkörper sein muß. Die Entstehung dieser Verbindungen, von denen *jede für sich absolut todt, leblos ist*, bildet ein Problem der synthetischen Chemie, dessen Lösung wir nach den glänzenden Entdeckungen von *Würtz*, *Berthelot* und Anderen ruhig der Zeit überlassen können. Die Chemiker werden uns, wenn ihnen diese Synthese gelingt, genau sagen, unter welchen Bedingungen eine todte Eiweißverbindung entsteht, und unter welch' anderen die eine Eiweißverbindung in eine andere übergeht, und sicher werden dies dann Bedingungen sein, welche irgend einmal auch unter natürlichen Verhältnissen obwalteten. Das hat nun aber mit dem Act des Entstehens *lebendiger* Substanz nicht mehr zu schaffen, als das Vorhandensein von Zink und Kupfer mit der Erfindung der Volta'schen Säule. Wenn wir unter dem Wort „Urzeugung", wie billig, nichts Anderes verstehen, als die Bildung des *lebendigen* Protoplasma's, so können wir dabei nur an die *mechanische Vermengung* jener von der elektrischen Theorie geforderten chemisch-differenten Eiweißverbindungen denken, die wir heute noch als Bestandtheile des Protoplasma's kennen

oder vermuthen. Waren in den Urmeeren der Erde die betreffenden Eiweißverbindungen anfänglich nach Art geographischer Species vertheilt, wobei es dahin gestellt bleiben mag, ob jede autochthon entstand oder ob die Differenzen auf Rechnung differenter Existenzbedingungen zu setzen sind, in welche eine einzige protogene Eiweißverbindung in Folge von Migrationen gelangte, so ist der Mengungsact wohl einfach den damals so gut wie heute erfolgenden Meeresströmungen in die Schuhe zu schieben.

Werth der Quellungsfähigkeit hiebei.

Hier knüpfe ich direkt an das an, was Häckel über die Urzeugung sagt. Nach ihm war das erste die Auskrystallisirung einer Eiweißverbindung. Nach allem nun, was wir über die Krystallisation wissen, kann der so entstandene Körper nur von einer einzigen chemischen Verbindung gebildet worden sein, in diesem Fall von einer bestimmten einzigen Eiweißart. Daß aus ihm Protoplasma, d. h. ein Gemenge von drei oder mehr verschiedenen Eiweißarten entstehen konnte, verschuldet wesentlich die Quellungsfähigkeit der geronnenen Eiweißverbindungen. Sie bot die Möglichkeit, daß in die Zwischenräume derselben eine zweite flüssige und sogar eine dritte feinkörnige Eiweißverbindung eindringen konnte, wenn sich solche in der Mutterlauge vorfanden. Erst jetzt war das Protoplasma mit seinen eigenthümlichen, auf elektrischen Spannungen beruhenden Bewegungserscheinungen fertig.

Fig. 1.



a. Kern der Nervenzelle, b. das sie bildende Protoplasma, c. zwei Nervenursprünge. (Nach Schultze.)

Bau der lebendigen Substanz.

Man vergleiche zu dem Gesagten die nebenstehende Fig. 1, welche das Protoplasma einer Nervenzelle gibt: Ein Maschengerüst von Fasern, darin Körnchen und eine Quellungsflüssigkeit. Beim Muskel finden wir wieder die ein Gerüst bildende einfach brechende Substanz und in ihren

regelmäßig gestalteten Zwischenräumen die großen doppelt brechenden Fleischprismen und die Quellungsflüssigkeit. In dem formlosen Protoplasma tritt das Gerüstwerk nicht immer deutlich zu Tage, wohl aber die Körnchen. Wenn Häckel sagt, daß manche seiner Moneren ganz homogen sind, so beweist das noch nichts gegen die vorgetragene Anschauung, da er selbst den gequollenen Zustand behauptet, was immer ein Eiweißgerüste und eine Quellungsflüssigkeit voraussetzt, der Mangel einer optischen Differenz also nichts beweist. Das dritte Element, die Körnchen, sah Häckel aber nicht bei allen Individuen. Ob dieser Umstand dagegen spricht, will ich nicht entscheiden, denn bei der sonstigen Regelmäßigkeit ihres Vorkommens ist jedenfalls eine erneute Prüfung geboten.

Praktische Bedeutung meiner Theorie.

Immerhin bringt uns die von mir aufgestellte Anschauung auf den einzig entscheidenden Weg, den des Experiments. Wir haben zu prüfen, in welcher Weise verschiedene Eiweißkörper sich elektrisch erregen, mit andern Worten, wir haben die elektrische Spannungsreihe der Eiweißverbindungen zu ermitteln. Weiter haben wir die Erscheinungen zu prüfen, welche eintreten, wenn von zwei Elektromotoren der eine im porösen Zustand sich befindet, der andere in fein zertheiltem Zustand sammt der erregenden Flüssigkeit die Poren erfüllt. Wenn wir an die merkwürdigen Eigenschaften des porösen Platinschwammes denken, so liegt darin eine große Einladung für die zweite Versuchsreihe.

Eigentlich könnte ich hier abbrechen, allein ich kann nicht umhin, auf eine bisher ganz unbeachtete Thatsache hinzuweisen, und zwar so, wie ich es in der schon citirten Abhandlung gethan habe. Meine Anschauung von dem Urzeugungsacte bringt diesen nämlich in innigste Verbindung mit dem Befruchtungsprozeß.

Analogie mit der Befruchtung.

Seit Amici das Eindringen des Pollenschlauches in die pflanzliche Eizelle und Keber das Eindringen der Spermatozoiden ins Ei nachwies, seit man die Bedeutung des Conjugationsprozesses erkannt hat, hindert uns nichts mehr, die Befruchtung als einen physikalischen Vorgang aufzufassen, als eine Mengung

chemisch zwar sehr verwandter aber doch differenter Stoffe, und es liegt nun gewiß nahe, die Wirkung der Befruchtung, die ich kurzweg eine Steigerung der Lebenskraft nennen will, zurückzuführen auf die Steigerung oder Wachrufung elektrischer Spannungen. Wenn die vorgetragene Theorie der Lebenskraft richtig ist, dann fällt Befruchtung und Urzeugung eigentlich in Eins zusammen oder besser gesagt, sie sind nur gradweise verschieden, und der Darwinianer, der die individuelle Entwicklung eine Repetition der genealogischen nennt, kann in der Befruchtung eine Repetition des Urzeugungsactes erblicken; aus diesem Grunde empfiehlt es sich, bei der Befruchtung hier etwas zu verweilen.

Wesen der Befruchtung.

In den meisten Fällen ist der Befruchtungsprozeß entweder eine Conjugation zweier Zellen oder es dringt ein Samenfaden in eine Zelle, zerfällt dort in Molekule und mengt sich mit dem Protoplasma, oder es fließt durch einen Schlauch der Inhalt der einen Zelle in den der andern. Neuerdings sind nun einige Fälle von einer Art endosmotischer Befruchtung beobachtet worden, so von de Bary bei Erysiphe Tuckeri, von Bornet und Thüret bei den Florideen, von Karsten und Oersted bei den Hutpilzen. Im letzteren Falle können wir natürlich nicht an die Einwanderung der molekularen Elektromotoren denken, sondern hier wäre es etwa die erregende Flüssigkeit, deren das Protoplasma des Eies bedarf, um seine Lebenskräfte, d. h. seine elektrischen Spannungen wieder zu gewinnen, allein das ändert nichts an unserer Auffassung, daß die Befruchtung ein Mengungsact ist. Ziehen wir nun einige Befruchtungsverhältnisse zu Rathe, um zu sehen, ob sie zur Bestätigung der gegebenen Auffassung dienen können.

Einfluß der Befruchtung auf die Constitutionskraft.

Thier- und Pflanzenzüchter machen die Erfahrung, daß fortgesetzte Inzucht die Kraft der Constitution schwächt und schließlich die Befruchtungsfähigkeit vermindert oder ganz aufhebt, während Kreuzung und das, was der Züchter „Auffrischung des Blutes" nennt, das Gegentheil bewirkt. Bringt man dies in Verbindung mit der erst neuerdings durch Darwin wieder in Vordergrund

gestellten Thatsache, daß bei den Pflanzen sich eine Menge Veranstaltungen zur Verhinderung der Selbstbefruchtung finden, und daß diese, künstlich vorgenommen, schlechte Resultate gibt, und setzt sie mit der andern in Verbindung, daß Kreuzung — und wäre sie auch nur eine solche von Individuen verschiedener Blüthenstände — günstigere Resultate sowohl bezüglich des Befruchtungseffectes als der Constitutionskraft der Nachkommen gibt, so ruft dies die Vorstellung wach: die Energie der durch die Befruchtung geweckten Lebenskräfte hänge ab von dem Grad chemischer Differenz der beiden Zeugungsstoffe. Hierin liegt offenbar eine Bestätigung für die vorgetragene Theorie der Lebenskräfte und die daraus resultirende Anschauung über Urzeugung.

Es wird dies noch klarer, wenn wir uns vergegenwärtigen, was man unter „Kraft der Constitution" zu verstehen hat. Das Hervorstechendste ist doch gesteigertes Wachsthum, und zwar erstens rascheres Wachsthum, zweitens, länger fortdauernde Zellvermehrung, d. h. späteres Erlöschen der Theilungsfähigkeit. Denken wir uns, das Wachsthum der Zelle und die Häufigkeit der Theilungsvorgänge hänge ab von der Stärke der elektrischen Gegensätze, so werden wir das Erlöschen der Theilungsfähigkeit auf eine Abschwächung derselben zurückführen müssen. Je stärker die Gegensätze aber von Hause aus sind, um so später wird diese Abschwächung eintreten.

Parthenogenesis.

Hier ist der Ort, von der Parthenogenesis zu sprechen. Sie erscheint uns nach dieser Auffassung des Befruchtungsprozesses nicht nur höchst natürlich, sondern es würde uns geradezu überraschen, wenn sie nicht existirte. Befinden sich die Abkömmlinge einer befruchteten Zelle unter Verhältnissen, wo zwar bei den peripherisch gelagerten Zellen sehr bald jene Abschwächung der elektrischen Gegensätze eintritt, nicht aber bei den central gelegenen Zellen, so werden die letzteren, ich möchte sagen, auf eigene Faust handeln und durch eine Art Metagenese zu einem neuen Zellgemeinwesen heranwachsen. Dies wird sich so oft wiederholen, bis die elektrischen Gegensätze auch bei ihnen

jenen Grad der Abschwächung erfahren haben, welcher auch sonst beim Wachsthumsabschluß zum Stillstande der Zellvermehrung führt; dann ist eine Befruchtung nothwendig geworden. Wir finden es somit vollkommen begreiflich, warum Parthenogenesis nur bei kleineren Thieren vorkömmt, warum sie nothwendig mit Befruchtung alterniren muß, warum sie in ihrem Vorkommen so viele — ich möchte sagen — Launenhaftigkeiten zeigt: sie ist ebenso launisch, wie die Kraft der Constitution. Ich komme übrigens nachher noch einmal auf die Parthenogenesis zurück.

Mißerfolge weitgehender Kreuzung.

Zunächst ist nämlich die Frage aufzuwerfen, wie es mit dem bisherigen stimmt, daß Mischung von Zeugungsstoffen, die von weit verschiedenen Thier- oder Pflanzenspecies stammen, resultatlos ist, denn auf den ersten Blick scheint diese Thatsache gegen die vorgetragene Auffassung des Befruchtungsprozesses zu sprechen. Sehen wir von den gewiß sehr häufigen Fällen ab, wo aus diesem oder jenem Grunde die geforderte molekulare Mengung gar nicht erfolgt, so können wir uns leicht denken, daß es Zusammenstellungen von Eiweißkörpern gibt, die sich so stark elektrisch erregen, daß die den Erreger spielende Flüssigkeit zu schnell zersetzt wird und das Gemenge damit mechanisch zerfällt, womit natürlich Alles ein Ende hat. Dies führt uns zu einer andern Gruppe von Erscheinungen an den Eiweißkörpern, nämlich ihren Fermentwirkungen. Seit Pasteur's Entdeckungen wissen wir, daß die Gahrung eine Wirkung der gleichen Kräfte ist, welche wir zusammenfassend Lebenskraft nennen. Eine Theorie der Lebenskraft muß also auch eine Theorie für die Gährung sein, und ich möchte die letztere zurückführen auf einen starken elektrischen Spannungsgrad des Eiweißgemenges, wodurch die erregende Flüssigkeit sehr rasch zersetzt wird. Der Mißerfolg bei zu weit gehenden Kreuzungsversuchen müßte also als Gährung bezeichnet werden.

Fermentwirkungen.

Eibildung.

Die vorgetragene Ansicht gibt nun, wie mir scheint, auch einigen anderen bis jetzt noch in keinen Zusammenhang gebrachten Prozessen ein höheres Interesse. van Beneden und

Bessels beobachteten[1]), daß bei verschiedenen Crustaceen die unbefruchtete Eizelle in ihr fast homogenes Protoplasma eine molekulare, von den Epithelzellen des Ovarialschlauchs gelieferte Substanz aufnimmt, in Folge dessen ihr Protoplasma von da an körnig getrübt erscheint und das Ei durch rascheres Wachsthum documentirt, daß „seine Lebenskraft" eine Steigerung erfahren hat.

Eine zweite hierher gehörige Beobachtung ist die von Claus beschriebene Bildung des Aphiden-Eies[2]). Hier fließt der Inhalt der sogenannten Dotterbildungszellen durch eigene Stränge (welche unverkennbar an die Pollenschläuche der Pflanzen erinnern) in die Eizelle, und von diesem Moment an erscheint das Protoplasma der letztern körnig getrübt.

Selbstbefruchtung.

Durch mündliche Mittheilung sind mir noch einige andere der geschlechtlichen Befruchtung vorausgehende Mengungs- oder Conjugationsprozesse seitens der Eizelle bekannt geworden, die ich nicht besonders aufführe, weil ihre Publication zu gewärtigen ist. Es legt uns dies die Vermuthung nahe, daß das Heranwachsen einer Zelle zu dem befruchtungsfähigen Ei -- vielleicht überall — auf Rechnung eines Actes zu setzen ist, der schicklicher Weise den Namen einer Selbstbefruchtung verdient, jedenfalls wird es zweckmäßig sein, wenn die Embryologen diesem Act eine nähere Aufmerksamkeit schenken. Bestätigt sich die Vermuthung, so würde dies auch auf die Parthenogenesis ein neues Licht werfen, sie erschiene uns dann als ein Act der Selbstbefruchtung.

Noch einmal Parthenogenesis.

Allein damit ist sie keineswegs beseitigt, denn immer bleibt der Unterschied aufrecht, daß bei ihr die Selbstbefruchtung genügt, während bei anderen ihr eine zweite, die geschlechtliche, folgen muß. Die Alternirung zwischen Parthenogenesis und geschlechtlicher Befruchtung fände dann eine Parallele in der Nothwendigkeit, bei

---

[1]) Bulletin de l'academie royale de Belgique. 2. serie tom. XXV. Nr. 5, 1868.

[2]) Claus, Ueber die Bildung des Insecteneies. Zeitschr. für wiss. Zool. 1864.

der Thier- und Pflanzenzüchtung die Inzucht durch zeitweilige „Auffrischung des Blutes“ zu unterbrechen. So aufgefaßt, verliert die Parthenogenesis noch mehr den Charakter einer unbegreiflichen Ausnahme und fügt sich so vollkommen in den Cyclus der Befruchtungsprozesse, daß ich die sichere Erwartung aussprechen zu können glaube, die Zahl parthenogenetischer Vorgänge werde noch beträchtlich anwachsen.

Erhebt man sich einmal zu der Vorstellung, daß bei der Entwickelung eines Thieres mehr als Ein Befruchtungsact nothwendig ist, so wird man sich veranlaßt fühlen, auch nach weiteren derartigen Vorgängen auszublicken. Ein solcher findet sich in einem von Weismann [1]) zuerst gesehenen und von Mecznikow [2]) und Anderen bestätigten Ereigniß an den Blastodermzellen des Insecteneies. Nach beendigter Bildung der Keimhaut besitzen diese Zellen ein sehr blasses körnerloses Protoplasma, bis mit einem Male eine feinkörnige Masse aus dem Dotter in ihre Basis eindringt (Weismann's innere Blastemschicht), worauf das ganze Protoplasma staubig getrübt erscheint. Dieser Einwanderungsproceß ist das Signal zu einem gesteigerten Wachsthum der Zellen zu langen Cylinderzellen, überhaupt zu energischer Vegetationsthätigkeit der Keimhaut. Die Analogie dieser Dottereinwanderung mit der Befruchtung liegt auf der Hand, und so gesellte sich denn zu dem der geschlechtlichen Befruchtung vorausgehenden Selbstbefruchtungsact noch ein zweiter ihr folgender.

Selbstbefruchtung der Keimhautzellen.

Eine solche isolirte Beobachtung erlaubt natürlich noch keine Verallgemeinerung, wohl aber mag es ein Wink sein, bei weiteren Untersuchungen darauf zu achten, ob man es mit einer allgemeinen Erscheinung oder isolirtem Vorkommen zu thun hat, denn

---

[1]) Weismann, Die Entw. d. Dipteren im Ei. Zeitschrift für wiss. Zoolog. Bd. XIII. p. 113.

[2]) Mecznikow, Embryol. Studien. Zeitschrift für wissensch. Zoolog. Bd. XVI. p. 394.

das erste wäre eine bedeutende Erweiterung unserer Kenntnisse von den Entwickelungsvorgängen.

Es mag vielleicht gewagt erscheinen, noch weiteres heranzuziehen, allein die Entdeckung von Cohnheim und Stricker über das Auswandern der weißen Blutkörperchen aus den Gefässen, die Angaben Biesiadecki's [1]) über die örtlichen Zellvermehrungsprozesse bei den Hautkrankheiten lassen es möglich erscheinen, daß auch später noch befruchtungsähnliche Vorgänge (Conjugationen ꝛc.) bei normalen sowohl als bei pathologischen Zellvermehrungsprozessen gefunden werden dürften, bei denen wandernde Zellen gleich denen der Hornhaut oder den weißen Blutkörperchen eine Rolle spielen.

Analogie zwischen Befruchtung und Ernährung.

Sollte sich das beim Thierkörper bestätigen, dann erwüchse auch den Botanikern die Aufgabe, nach solchen Selbstbefruchtungen zu forschen. Wenn sie vielleicht auf den ersten Anblick hin die Möglichkeit solcher in Abrede stellen möchten, so gebe ich zu bedenken, daß, wie ich bereits früher anführte, bei Pilzen und Algen endosmotische Befruchtung beobachtet ist. Allerdings wird dadurch der Unterschied zwischen einfacher Ernährung und Befruchtung in scheinbar bedenklichem Grade verwischt, allein ich brauche nur an Becquerel's Elektrocapillarität zu erinnern. Da er die Stoffaufnahme für eine Folge der elektrischen Spannung zwischen Zellinhalt und Medium erklärt, so hat er schon — vorausgesetzt, daß meine Anschauung über Befruchtung richtig ist — Ernährung und Befruchtung in diesen Zusammenhang gebracht. Principiell läßt sich auch nichts dagegen einwenden, denn das Streben der Wissenschaft geht ja immer dahin, zwischen Vorgängen, die bis jetzt zusammenhanglos zu sein scheinen, einen Zusammenhang aufzufinden.

Rolle der Quellung bei der Befruchtung.

Diesen Auseinandersetzungen möchte ich noch die Bemerkung beifügen, daß wenigstens nach meinen Erfahrungen an

---

[1]) Biesiadecki, Zur physiol. und patholog. Anatomie der Haut. Sitzungsberichte der Wiener Akademie. 1867. Juniheft.

Forelleneiern auch bei der Befruchtung die Quellungsfähigkeit eine große Rolle spielt. Sobald das Ei aus dem Leib des Fisches ins Wasser fällt, fängt es an zu quellen und zwar so, daß sein Durchmesser um mehr als ein Drittel zunimmt. Nach etwa einer halben Stunde hört dieser Prozeß auf und damit auch die Möglichkeit der Befruchtung, denn die bei der Quellung ins Innere des Eies gehenden Flüssigkeitsströmchen ziehen die Spermatozoen zu den Poren der Eihaut heran und die Schwingungen des Schwanzes tragen dann das ihrige dazu bei, um den Durchgang vollends zu erzwingen. Unter dem Mikroskop kann man sich hievon leicht überzeugen.

Der Leser mag aus der Lektüre der obigen Zeilen den Eindruck mitnehmen, daß solche Erörterungen diese höchst wichtige Sache zwar nicht zum Abschluß bringen, wohl aber geeignet sind, der Forschung bestimmte experimentelle Bahnen zu zeigen, die jedenfalls minder hoffnungslos sind, als die, auf welchen man bisher die Frage zu lösen sucht.

Plasmatische Organismen.

Um nun auf unser eigentliches Thema zu kommen, so haben wir die Thatsache zu constatiren, daß auf der ersten Organisationsstufe, auf welcher das Wesen ein mehr oder minder formloser Klumpen von Protoplasma ist, eine Reihe von Organismen verharrt. Dahin gehören die schon genannten Moneren, dann die meisten Wurzelfüsser, manche einzellige Algen zeitlebens. Andere Organismen sind nur vorübergehend auf dieser Organisationsstufe, so die Mycetozoen, die Schwärmsporen mancher Algen ꝛc. Früher hat man viele der genannten Organismen als einzellig behandelt und es ist Häckels Verdienst zuerst hier scharf unterschieden zu haben zwischen Plasmaklumpen (er nennt sie Cytoden) und Zellen. Als letztere spricht er nur die Gebilde an, bei denen im Innern des Plasmaklümpchens ein Kern sich vorfindet.

Zelle und Cytoden.

Bei der wichtigen Rolle, die der Kern namentlich bei den Theilungsvorgängen spielt, ist diese Unterscheidung von Belang, nur muß die Möglichkeit im Auge behalten werden, daß das, was anfanglich eine Cytode ist, später eine Zelle werden kann

und umgekehrt. Ueber den ersteren Act wissen wir noch sehr wenig, in einigen Fällen wie bei der Eibildung der Bandwürmer, beruht er auf einer Einwanderung des Kerns von außen, allein wie der Kern spontan in einer Cytode entstehen kann, z. B. bei den Mycetozoen, darüber ist man noch nicht aufgeklärt. Der umgekehrte Fall, das Verschwinden des Zellenkerns, ist eine sehr gewöhnliche Erscheinung bei alternden Zellen und beruht ohne Zweifel auf einem Zerfall desselben.

Wie der Leser finden wird, schließe ich mich im weiteren Verlauf meiner Erörterungen dieser Unterscheidung von Cytoden und Zellen nicht an und darüber muß ich mich ihm gegenüber rechtfertigen. So wichtig der Unterschied in physiologischer und in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung ist, so ist er in architektonischer Beziehung von untergeordnetem Werthe. Weiter wenn man nur das, was einen Kern besitzt, Zelle nennt, so darf man auch dann nicht mehr von einer solchen sprechen, wenn er verloren gegangen ist, wir müßten also noch einen dritten Namen einführen und damit nicht genug, wenn wir von den bis dato Zellen genannten Bausteinen des Thier- und Pflanzenkörpers ohne Rücksicht auf ihre jeweilige Entwicklungsstufe reden wollen, so müßte ein vierter Name geschaffen werden. Das hat Häckel auch gethan und nennt sie alle zusammen Plastiden. Die Einführung solch neuer Fremdworte geht nun an, wenn man nur für Fachmänner schreibt aber sobald man gemeinverständliche Auseinandersetzungen pflegt, erschwert es das Erfassen ungemein. Das sind die Gründe, welche mich bestimmten in dem folgenden Brief, der aus einer frühern Zeit datirt, als der gegenwärtige, die allgemeinere umfassendere Definition des Wortes Zelle unverändert stehen zu lassen.

Stuttgart, August 1869.

Siebenter Brief.

Die Organisationsstufen.

1. Die Einzelligkeit.

Man sollte glauben, daß es kaum nöthig wäre dieser Stufe eine längere Besprechung zu widmen und doch ist dem nicht so. Lange nachdem die Zelltheorie zur unumschränkten Herrschaft gelangt war, brach ein mit Lebhaftigkeit geführter Streit darüber aus, ob es einzellige Organismen gebe oder nicht. Obwohl im gegenwärtigen Augenblick dieser Streit gegenstandslos geworden ist, so will ich den Leser doch hineiführen, da er Veranlassung gibt auf die geschichtliche Entwicklung unserer Anschauungen über den Bau der Organismen einen Blick zu werfen.

Wie so konnte man die Einzelligkeit leugnen?

Es hat nämlich Naturforscher gegeben, welche der Ansicht waren, daß das Wort Zelle nur angewendet werden könne auf einen Theil eines Einzelwesens, und nun, nachdem sie sich selbst dieses Kukuksei unterschoben haben, hartnäckig in Abrede stellten, daß es überhaupt einzellige Wesen gebe. Man hielt ihnen vergeblich entgegen, es sei doch einmal nicht zu leugnen, daß bei jedem Wesen wenigstens vorübergehend ein einzelliger Zustand vorhanden sei, sie waren unzugänglich für den formellen Einwand, wenn es mehrzellige Wesen gibt, folgerichtig ein einzelliges Wesen voraus gegangen sein müsse, weil eine Vielzahl erst gedacht werden kann, nachdem eine Einzahl vorausging; gegen all diese für den Unbefangenen selbstverständlichen Sätze wurden eine Menge der spitzfindigsten Sophismen in's Feld geführt, um

die Einzelligkeit als permanenten Zustand aus der Natur hinaus zu disputiren. Für den Uneingeweihten ist es allerdings schwer zu begreifen, wie so ernsthafte Naturforscher, denen man redliches und gewissenhaftes Streben nicht abstreiten kann, zu einer solchen Absurdität sich versteigen konnten, für den Eingeweihten, der den Entwicklungsgang der Lehre von den organischen Wesen kennt, ist es eine begreifliche und somit auch entschuldigbare Verirrung, und ich will sie vor dem Leser entschuldigen nicht um sie zu rechtfertigen, sondern um früher Gesagtem einen größeren Nachdruck zu verleihen.

Als man anfing mit dem Messer in der Hand die organischen Körper zu zerlegen, da entdeckte man zuerst als Theile des Ganzen die sogenannten Organe, und zwar deßhalb, weil man mit den höchsten Organismen den Anfang machte, das heißt, man fand untergeordnete Einheiten, welche man nach demselben Princip klassifizirte, zu Folge dessen man bei einer Volkszählung nach Berufsklassen scheidet, man stempelte jede dieser Einheiten zum Träger einer Verrichtung.

Als nun die Naturforschung das Mikroskop in die Hand bekam, und sich die Organ genannte Einheit in eine Vielzahl von Zellen auflöste, da verband sich mit der Vorstellung von der Zelle das Vorurtheil, daß sie ein Bestandtheil eines Organs sei, und dieses Vorurtheil potenzirt durch das zweite, daß jedes organische Wesen aus einer Vielheit von Organen zusammengesetzt sei, bildet die Veranlassung, daß man zuerst die Möglichkeit bestritt, ein Organ könne aus einer einzigen Zelle bestehen und dann, daß es Wesen gäbe, welche nichts anderes seien, als selbstständig lebende Zellen.

Es ist also das Läugnen der Einzelligkeit eine Folge der physiologischen Richtung, welche die erste Periode der vergleichenden Anatomie beherrschte. Der Leser wird hierin einen neuen Grund erkennen, warum ich in dem vorhergehenden Briefe so sehr gegen die bisher übliche physiologische Methode eiferte. Doch lassen wir zunächst die Controverse bei Seite, und wenden wir uns zu der Frage, was man unter einer Zelle versteht.

Sobald diese genügend beantwortet ist, sobald man zu einer sicheren Definition einer Zelle kommt, so ergibt sich die Definition der Einzelligkeit von selbst, und wir haben ein sicheres Kriterium, festzustellen, welche Wesen einzellig sind, und ob es welche gibt.

Frühere Definition der Zelle.

Auf den ersten Blick könnte es sonderbar erscheinen, eine Definition der Zelle geben zu wollen, man sollte glauben, für einen Begriff, der seit Schleiden und Schwann eine so große Rolle in der Anatomie spielt, der heut zu Tage die Grundlage der ganzen Anatomie ist, sei schon längst eine adäquate Definition gefunden, und dennoch ist dem nicht so. Alle Versuche eine Definition zu geben, sind an dem in der Anatomie bisher gebräuchlichen Princip, den Körper in Organe zu zerfällen, gescheitert und in Folge davon sind alle sogenannten Definitionen der Zelle keine Definition, sondern Beschreibungen, welche nur auf eine gewisse Gruppe von Zellen passen. Man hat gesagt: Eine Zelle ist ein organischer Körper, der aus einem Inhalt und einer umhüllenden Membran besteht, hat sich jedoch genöthigt gesehen, hinzuzufügen, daß es Zellen gibt, welche keine Membran haben (der Nachweis der sogenannten nackten Zellen ist ein Verdienst Leidigs), ferner Zellen, denen der Inhalt fehlt und drittens Zellen, denen der Kern abgeht. Ich frage da, was denn noch von der Definition übrig bleibt, wenn jedes der drei Elemente derselben in einem gegebenen Fall fehlen kann.

Ein Theil der Naturforscher hat diesen Uebelstand sehr wohl gefühlt, und sich durch folgende Definition zu helfen gesucht: die Zelle ist eine um eine wirksame Mitte gruppirte organische Substanz. Diese Definition hat vor der oben angeführten unstreitig das voraus, daß sie eine wirkliche Definition und nicht bloß eine Beschreibung ist, allein sie laborirt an dem großen Fehler, daß sie ein ungreifbares Etwas — etwas Formloses, nämlich die sogenannte wirksame Mitte als Grundelement der Definition einführt; sie hat freilich den versteckten Hintergedanken, daß diese wirksame Mitte wirklich ein körperlicher Theil

sei, nämlich der sogenannte Kern; nur getraut sie sich das nicht zu sagen, weil es auch Zellen ohne Kern gibt, und bei diesen kann doch das Sprechen von einer wirksamen Mitte füglich nichts Anderes sein, als eine bloße Redensart, gerade wie wenn man bei unserem Erdball von einer wirksamen Mitte sprechen wollte. Faßt man lediglich die formellen Verhältnisse in's Auge, so kann man die Zelle nicht anders nennen, als einen concentrisch geschichteten Tropfen von Protoplasma, dessen Schichten in dem Sinn homogen sind, als sie nicht wiederum aus für sich d. h. um einen eigenen Mittelpunkt concentrisch geschichteten organischen Körper zusammengesetzt sind. Unter dieser Definition sind alle Zellen, mögen sie nun Membran oder nicht — Kern, oder nicht besitzen, mögen sie kuglig, eckig, cylinderisch, spindelförmig, sternförmig *rc.* *rc.* sein, einbegriffen, denn concentrisch geschichtet sind alle; mit dem Wort Tropfen ist zugleich ein weiterer morphologischer Charakter von principieller Wichtigkeit, nämlich die Gestalt der Contur, welche eine Curve, nicht wie beim Krystall die gerade Linie ist, ausgesprochen. Der Zusatz, daß die Schichten homogen sind, grenzt die Zelle ab von dem Zellencomplex, d. h. von dem mehrzelligen Körper, der, wie wir später sehen werden, die concentrische Schichtung mit der Zelle theilt, und weiter spricht das Wort Tropfen aus, daß die Zelle nicht wie der Krystall in festem, sondern in festflüssigem Aggregat-Zustand sich befindet [1]).

Eigene Definition.

Unvollständigkeit auch dieser Definition.

Diese Definition umfaßt alles, was man bisher Zellen genannt hat mit Ausnahme eines Theils von Häckels Cytoden. Dieser Forscher unterscheidet nämlich deren zweierlei, nackte Cytoden und solche, die mit einem Häutchen umhüllt sind (Hautcytoden). Da die Bildung eines Häutchens ein Act der concentrischen Schichtung ist, so sind die letztern unter meiner Defi-

[1]) Der allmälige Uebergang in den festen Aggregat-Zustand durch Vertrocknung oder Aufnahme von Salzen ist ein secundärer Zustand, eine Art Leichenerscheinung.

nition inbegriffen und nur die ersteren verdienten eine besondere Definition als ungeschichtete Protoplasmatropfen. Wenn ich nun im weiteren Verfolge blos von Zellen spreche und auch die letzteren, die Nacktcytoden darunter verstehe, so wird der Leser nach dem, was ich so eben und im früheren Briefe darüber sagte, genügend orientirt sein.

Form der Zelle.

Der Zelle primitive Form, die der Kugel, ist eine einfache physikalische Consequenz ihres Aggregat-Zustandes, es ist die einer Flüssigkeit, welche den Wirkungen ihrer eigenen Cohäsionskraft ungehindert folgen kann. Allein eben so wenig, als in der unorganischen Natur die theoretische Kugelform praktisch vorkommt, weil ein solch absolutes Gleichgewicht nicht denkbar ist, eben so wenig finden wir bei der primitiven Zelle die mathematische Kugelform, sondern immer die Eiform als combinirte Wirkung des eigenen Gewichtes und der Anziehungskraft der Erde, das heißt, entweder ist die Zelle platt gedrückt, wenn ihr spezifisches Gewicht größer, als das des sie umgebenden Mediums oder im entgegengesetzten Fall in der Richtung des Erdradius ausgedehnt, weil der specifisch leichtere und der specifisch schwerere Theil ihres Inhaltes in dieser Richtung dilatirend wirken. Die gleiche Kraft scheint es auch zu sein, welche bei dem so wichtigen Phänomen der Zelltheilung eine Rolle spielt. Schwieriger sind die anderen Form-Veränderungen der Zelle, das fadenförmige Auswachsen, und das Entstehen der Sternform zu erklären, das erstere ist vielleicht in manchen Fällen die Folge einer passiven Streckung, dieß wird wenigstens behauptet von den überverlängerten Zellen der im Dunkeln gewachsenen Pflanzenstengel (Kraus), sicher ist sie aber in anderen Fällen eine aktive. Die Sternform, welche man vorzugsweise bei gesellschaftlich lebenden durch eine größere Quantität extrazellularer Flüssigkeit geschiedener Zellen beobachtet, könnte eine Wirkung der gegenseitigen Attraktion oder ursprünglichen Adhäsion der Zellen sein; daß die Polygonie nur Folge gegenseitigen Druckes und Plättchenform Folge von Austrocknung ist, darüber läßt sich kaum streiten. Da es nicht in dem Plane

dieser Schrift liegt, die Lebensgeschichte der Zelle und ihre mannigfachen Metamorphosen ausführlich zu besprechen, so mögen diese kurzen Bemerkungen nur zeigen, daß wir uns der Hoffnung hingeben können, bei der Lehre von der Zelle, also auch bei der von den organischen Wesen überhaupt in Bälde nur noch mit den auch in der unorganischen Welt giltigen Kräften rechnen zu dürfen.

Gibt es einzellige Wesen?

Wir wenden uns jetzt nach dieser Abschweifung zu der Frage, ob es permanent einzellige Wesen gibt, oder nicht. Bei den Pflanzen wurde meines Wissens die Einzelligkeit nie bezweifelt, allein auf Grundlage der Eingangs gegebenen Definition der Zelle haben wir das Recht auch eine Reihe von Thieren in so lange für einzellige Organismen zu halten, bis nicht nachgewiesen ist, daß wenigstens eine ihrer Schichten aus einer Vielzahl für sich geschichteter Körper, d. h. Zellen besteht.

Es ist ganz richtig, daß für manche Infusorien, namentlich aus der Abtheilung der Ciliaten, durch die neueren Untersuchungen, besonders von Stein, Claparede &c., die Einzelligkeit fraglich geworden ist, allein daraus den Schluß ziehen wollen, daß dadurch die Einzelligkeit sämmtlicher Infusorien fraglich geworden sei, verstößt gegen alle Methode. Man hätte da gerade so gut, als der Vertebratencharakter des Amphioxus, den man früher zu den Würmern rechnete, erkannt wurde, die Behauptung aufstellen können, sämmtliche Würmer seien verkappte Wirbelthiere. Die Sachlage ist vielmehr einfach die: wenn sich herausstellt, daß die Ciliaten mehrzellige Thiere sind, so hat man sie im System von den einzelligen Infusorien zu trennen, und als niederste Stufe der mehrzelligen Thiere zu betrachten. Die Einzelligkeit als selbstständige Erscheinungsform des organischen Lebens zu leugnen, verstößt 1. gegen die positive Thatsache, daß bei den Flagellaten, Gregarinen, vielen Protococcaceen, den Closterinen, vielen Chroococcaceen &c. auch nicht die geringste Andeutung von Mehrzelligkeit zu finden ist, und 2. gegen die Thatsache, daß jedes Thier im Beginn seiner Existenz ein einzelliges Stadium auf-

zuweisen hat. Schwierig ist nur in manchen Fällen eine Grenze zwischen Ein- und Mehrzelligkeit zu ziehen.

Nach dem Wortlaute gehören natürlich blos Wesen, welche die ganze Zeit ihres Lebens hindurch immer eine einzige Zelle vorstellen, in die erste Stufe, allein man muß hier zwei morphologische Modifikationen in Betracht ziehen, welche beide eine Uebergangsstufe von der Einzelligkeit zu der Einschichtigkeit zu bilden scheinen.

Individuen-Stöcke einzelliger Wesen.

Es gibt nämlich eine Anzahl von Geschöpfen, die insofern nicht zu den einzelligen Wesen gerechnet werden können, als sie aus einer größeren Anzahl im gemeinschaftlichen Verband lebender Zellen bestehen, die man aber dennoch nicht unbedingt der nächstfolgenden Organisationsstufe zutheilen darf, und zwar einfach aus dem Grunde, weil die hier im Verband lebenden Zellen eine große Uebereinstimmung mit einzeln lebenden Zellen, und eine bedeutende Fähigkeit, nach der Trennung aus ihrem Verband selbstständig zu leben, zeigen. Wir haben hiebei zwei Formen zu unterscheiden: die eine kann ohne weiters auf die Bildung von Individuen-Stöcken zurückgeführt werden, entstanden durch den Proceß der Knospung. Ich muß hier einiges Allgemeine voranschicken.

Wir kennen zwei Processe der Zellenvermehrung, die durch Theilung und die durch Knospung. Die erstere ist die weitaus allgemeinere und sie ist es wohl ausschließlich, die der Entwicklung mehrzelliger Geschöpfe zu Grunde liegt. Die Zellenknospung ist ein viel seltener Prozeß, den wir bei den mehrzelligen Geschöpfen, so weit mir bekannt ist, nur auf einen Fall beschränkt sehen, nämlich auf die Bildung von Eizellen z. B. bei Mollusken und Würmern (siehe Figur 2), also gerade bei Entstehung von Zellen, welche zu selbstständigem Leben bestimmt sind. Legen wir diese Thatsache unserer

Fig. 2.



Eibildung von venus decussata (nach Leidig).

weiteren Betrachtung zu Grunde, so dürften wir zu folgender Annahme berechtigt sein. Zellvermehrung durch Theilung ist derjenige Proceß, der zwar auch zur Bildung selbstständig lebender Einzelnzellen führt, aber doch vorzugsweise zur Bildung eines mehrzelligen Individuums, je nachdem die Theilproducte sich von einander entfernen, oder aneinander kleben bleiben. Dagegen der Proceß der Zellvermehrung auf dem Wege der Knospung, wobei, wie wir in der obigen Figur sehen, ein Stadium vorkommt, in welchem die Knospe durch einen Stiel mit der Mutterzelle im Zusammenhang steht, führt fast immer zur Bildung selbstständiger Wesen oder zur Bildung der in Rede stehenden Mittelstufe, die wir als Individuen-Stöcke einzelliger Wesen aus der zweiten Organisations-Stufe abscheiden, und als Seitenzweig der ersten Organisations-Stufe, der Einzelligkeit, aufstellen zu müssen glauben.

Zu den Gründen für diese Auffassung, die ich schon früher anführte, kommt nämlich außer dem soeben Gesagten noch das hinzu: daß die hiehergehörigen Wesen, erstens die für den Individuen-Stock überhaupt charakteristische Form der baumförmigen Gruppirung zeigen, zweitens daß die einzelnen Zellen eines solchen Wesens durch Stiele mit einander in Verbindung stehen, siehe Figur 3, welche einen Flagelatenstock Dinobryon sertularia, Eb. zeigt, und drittens, daß da, wo wir die Zellvermehrung durch Knospung kennen, sie nicht im Dienste der Entwicklung von einzelliger zu mehrzelliger Stufe steht, sondern die Bildung eines Individuums zum Resultat hat.

Fig. 3.



Dinobryon sertularia (nach Ehrenberg).

Die bisherigen Systematiker haben, wenn auch vielleicht mehr instinktmäßig als unter selbstbewußter Erkennt-

niß obigen Sachverhaltes, die hieher gehörigen Wesen zu den einzelligen gerechnet. Ich folge ihrem Beispiel, und das morphologische Criterium, welches ich für die Individuen-Stöcke einzelliger Wesen aufgestellt wissen möchte, ist eben die stielförmige Verbindung der Individuen, und als genetisches Moment möchte ich die Zellvermehrung durch Knospenbildung in Anspruch nehmen.

Ich habe oben gesagt: daß diese Individuen-Stöcke einzelliger Wesen eine Uebergangsstufe zu den mehrzelligen Organismen zu bilden *scheinen*, ich muß mich über dieses letztere Wort rechtfertigen, und berufe mich hiebei zunächst auf das, was ich im fünften Briefe über die Knospung im Allgemeinen gesagt habe. Meiner Ansicht nach liegen durch Knospung erzeugte Individuen-Stöcke nicht in der Linie gerade aufsteigender Entwicklung, sondern sind Seitenzweige des Stammbaumes, und aus dem Grunde habe ich auch nur von einer *scheinbaren* Uebergangsstufe gesprochen, sie scheinen es zu sein, aber sie sind es nicht, sie sind nur ein unfruchtbarer Seitenzweig. Wir rechnen hieher zunächst aus der Reihe der Thiere viele Flagellaten z. B. Colacium, Dinobryon und vor Allem die Vorticellen, — natürlich abgesehen von der Frage: ob wir das Vorticellen-Individuum für ein ein- und mehrzelliges Wesen zu halten haben — und von Pflanzen die Valoniaceen, Exococcaceen und Acetabularien [1]). Figur 4 ist ein Stock von Valonia utricularis, der 3 Generationen umfaßt.

Fig. 4.



Valonia utricularis (nach *Nägeli*).

Können wir uns bei den hier angeführten strauchartig zusammengesetzten Wesen leicht für die Individuen-Stock-Natur

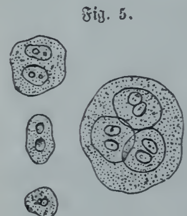
[1]) *Anmerkung*. Die Acetabularien haben einen ganz merkwürdigen Bau, den ich nicht besser definiren zu können glaube, als wenn ich sie polymorphe Individuenstöcke einzelliger Wesen nenne (siehe *Nägeli*, „die neuen Algensysteme").

entscheiden, so bietet dafür eine Reihe von Geschöpfen, welche trotz ihrer Vielzelligkeit von den Autoren, insbesondere Nägeli, zu den einzelligen Algen gerechnet werden, so wie eine Thierfamilie einige Schwierigkeiten.

Endogene Zellbildung.

Diese Schwierigkeiten sind das Resultat eines entwicklungsgeschichtlichen Prozesses, dem ich erst hier eine nähere Betrachtung zu Theil werden lassen kann, es ist dies die sogenannte endogene Zelltheilung; man versteht darunter den Vorgang, bei welchem, (siehe Figur 5,) der Inhalt der Zelle, nicht aber die umhüllende Membran sich theilt, die letztere vielmehr als gemeinschaftliche Hülle für eine größere oder kleinere Zahl von Zellen durch längere Zeit fortbesteht. In diesem Falle hat man ein aus einer Vielzahl bestehendes Wesen, bei dem man die Frage aufwerfen muß: ob man es als Individuen-Stock eines einzelligen Wesens oder als Entwicklungsstufe eines solchen, oder endlich als zur nächsten Organisationsstufe gehörig ansehen soll.

Fig. 5.



Gloeocapsa (nach Nägeli).

Als Individuen Stock möchte ich es aus den oben angeführten Gründen nicht ansehen. Die Lehre vom Individuen-Stock geht ja nur aus von Wesen höherer Organisationsstufen und wenn wir sie weiter unten am Stammbaume anwenden, so dürfen wir das nur auf Grund des bei den Ersteren ausnahmslos beobachteten genetischen Prozesses der Knospung, oder, wovon wir später reden werden, der unvollständigen Theilung, denn wir sehen nie, daß in höheren Organisationsstufen die endogene Zellbildung zur Entstehung eines Individuen-Stockes führt, immer thun dies die vorerwähnten Entwicklungs-Vorgänge.

Nach Beseitigung dieser Möglichkeit bleibt uns nur die Wahl, diese Geschöpfe als der nächsten Organisationsstufe angehörig oder als mehrzellige Entwicklungsstufe eines einzelligen Geschöpfes zu betrachten.

Besieht man sich diese Alternative etwas genauer, so erkennt man bald, daß es eigentlich gar keine Alternative ist, daß

einem hier nur die physiologische Methode einen Streich zu spielen sucht, indem sie diese Theilprodukte zu der Funktion der Fortpflanzung in Beziehung setzt — und ihnen den Namen Sporen oder, wie Nägeli will, Keimzellen gibt. Sie thut dieß auf Grund der Analogie mit der bei höher organisirten Wesen vorkommenden, ebenfalls durch endogene Zellbildung hervorgebrachten Keimentwicklung.

Dieser Auffassung zu Folge könnte man nun allerdings sagen, man habe es hier mit einzelligen Wesen zu thun, welche am Schluß ihres Lebenslaufes sich in eine größere oder kleinere Anzahl von Keimzellen auflösen, die während einer gewissen Dauer in gemeinschaftlichem Verbande leben.

Dem muß entgegengehalten werden, daß der morphologische Standpunkt keine Keimzellen kennt, er unterscheidet nur, ob etwas eine Zelle ist oder nicht, ob die Zelle die Fähigkeit hat, sich aus ihrem Verbande zu lösen, selbstständig zu leben und sich schließlich wieder zu theilen, gehört für ihn nicht zur Sache. Schon der noch immer nicht zu Ende gekommene Streit, ob es überhaupt eine endogene Zelltheilung gibt, ob die als Membran der Mutterzelle angesehene Umhüllung wirklich die Zell-Membran ist oder eine von ihr gelieferte Ausscheidung von Extrazellularsubstanz muß den vergleichenden Morphologen in die objektive Stimmung versetzen, daß er die Unterscheidung eines mehrzelligen Wesens von der mehrzelligen Entwicklungsstufe eines einzelligen Wesens als das nimmt, was sie ist, als eine Spitzfindigkeit, und was hieße denn „mehrzellige Entwicklungsstufe eines einzelligen Wesens"? Diese Definition paßt auf alle organischen Wesen, denn auch der Mensch ist eine mehrzellige Entwicklungsstufe eines einzelligen Wesens, nämlich seiner Eizelle.

Die Verführung, Colonien einzelliger Wesen anzunehmen, ist natürlich da besonders groß, wo wie bei der in Figur 5 abgebildeten Glöocapsa die verschiedenen Generationen von Zellen durch die schleimigen, deutlich sichtbaren Hüllmembranen zusammengehalten sind, und noch verführerischer ist das Bild,

das ein Durchschnitt durch die halbkugelförmigen Häufchen von Oocardium, Figur 6, gibt. Hier sind die Hüllmembranen zu

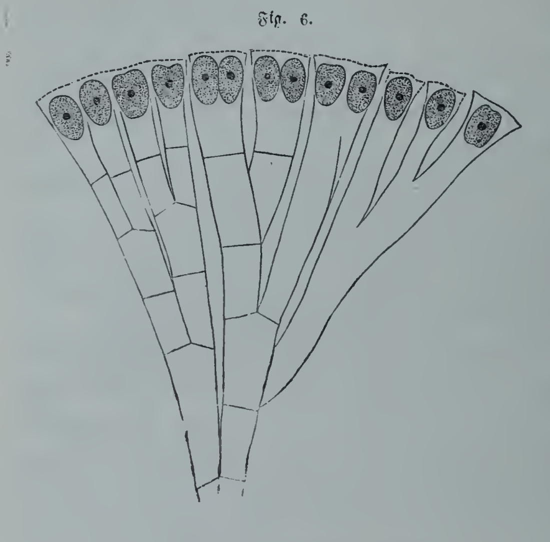


Fig. 6.

Oocardium stratum (nach Nägeli).

einem förmlichen Bäumchen ausgezogen, so daß wir das Bild eines Individuen-Stockes bekommen. Allein ein einziger Blick auf die Figur 3 und 4 lehrt den auffallenden Unterschied: beim Individuen-Stock unterscheidet man Mutter- und Tochterzellen, bei Oocardium sind alle Zellen von gleichem Alter.

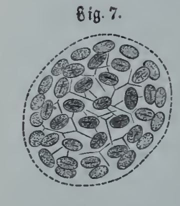


Fig. 7.

Eine ebenfalls hieher gehörende Form ist Dictyosphaerium, Figur 7, wo die Zellen in einer lockeren Schleimmasse eine kugelschalige Lage bilden und durch feine Fäden dichotomisch unter einander zusammenhängen.

Ausscheidung einschichtiger Formen.

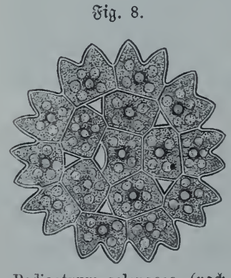


Fig. 8.

Pediastrum selenacea (nach Nägeli.)

Keine Skrupel können Formen wie Desmidium, Synechococcus, Merismopoedia und die Pediastreen, von welch letzteren Figur 8 eine Form darstellt, machen. Das ist unstreitig ein mehrzelliges Wesen, dessen Zellen in einer Schichte liegen. Der Algologe Nägeli hat dies auch wohl gefühlt und gebraucht deshalb in seinen Dia-

gnosen dieser Geschlechter das Wort „einschichtig"; das sind sie in der That und nichts anderes. Nägeli hat sich hier durch eine eigenthümliche Anschauung aus der Schlinge zu ziehen gesucht, indem er einen Generations-Wechsel, das heißt ein abwechselndes Auftreten einzelliger Wesen und Zellfamilien annahm, dieß ist aber genau so, als wenn man die Alternirung von Eizustand und mehrzelliger Entwicklungsstufe als Generations-Wechsel ansehen wollte, alle Wesen sind ja doch ursprünglich eine Zelle, aber wenn man einmal als allgemeine Norm aufgestellt hat, die Organisationshöhe eines Wesens nicht nach seinen einfachsten, sondern nach seinem zusammengesetztesten Zustand zu bemessen, so bleibt nichts übrig, als die fraglichen Geschöpfe für mehrzellig zu erklären. Der Einwand, daß durch dieses Vorgehen Wesen in zwei verschiedene Organisationsstufen getrennt werden, die offenbar in engster Verwandtschaft mit einander stehen, in so enger, daß man das Einzellige von der Einen Zelle des Mehrzelligen gar nicht unterscheiden kann, ist nicht stichhältig. Wer von der Voraussetzung ausgeht, daß alle Wesen sich auseinander entwickelt haben, wird ja nie einen bestehenden Zusammenhang zerreißen und am allerwenigsten ist ein Auseinanderhalten zweier Organisationsstufen eine Zerreißung, da ja jedes zusammengesetztere Geschöpf bei seiner Entwicklung eine Reihe von Organisationsstufen durchläuft. Man muß immer die Vorstellung des Stammbaumes vor Augen behalten, wo ja auch von einer scharfen Grenze nie die Rede sein kann, dann wird man gegen den Zug einer Grenzlinie, die manchmal die Speciesreihe eines guten Genus durchschneidet, nichts einzuwenden haben, denn es sagt dieß ja nichts anderes, als daß innerhalb dieses Genus die Formenreihe eine höhere Organisationsstufe erreicht hat. Uebrigens verweise ich in dieser Beziehung auf spätere Auseinandersetzungen, wenn wir an die Construction des Stammbaumes kommen.

Rhizopoden sind Individuenstöcke.

Einer weiteren Erörterung bedürftig sind die den Thieren zuzurechnenden Foraminiferen oder noch allgemeiner Rhizopoden

genannt. Auch bei ihnen kann man die Frage aufwerfen: ob sie Individuen-Stöcke einzelliger Wesen oder mehrzellige Wesen sind. Hier läßt sich durch einen Blick auf die Entwicklungs-Geschichte eine Entscheidung treffen.

Ein Theil derselben ist Zeit Lebens einzellig, Monothalamien, bei der Mehrzahl dagegen, den sogenannten Polythalamien, sehen wir, daß die erste Zelle, nachdem sie sich einen starren, keiner weiteren Vergrößerung fähigen Kiesel- oder Kalkpanzer gebildet hat, eine weitere Volumvermehrung erfährt, so daß das wechselnde Hervorfließen der Zellsubstanz durch die feinen Poren der Kieselschale (die sogenannte Pseudopodien-Bildung, siehe Figur 9) ein permanenter Zustand wird, weil die Masse der Sarcode, aus der die Zelle besteht, nicht mehr vollständig von der Schale aufgenommen werden kann. Jetzt bildet sich dieser Ueberschuß von Zellmasse, wahrscheinlich während ein gewisser Ruhezustand in der Sarcode eintritt, eine neue Kieselschale, welche sich der ersten anfügt; der Inhalt beider kommunicirt durch die feinen Porencanäle. Dieser Prozeß wiederholt sich, wobei sich die einzelnen Schalen zu gekammerten Gebilden zusammenfügen, siehe Figur 10 und 11.

Fig. 9.

Proto genes (nach Häckel).

Fig 10.

Dendritina elegans (nach Schultze.)

Fig. 11.



Textularia mariae d'Orb. (nach Schultze).

Hier kann es sich zunächst nur darum handeln, ob wir diese Kapseln als eben so viel Zellen zu betrachten haben, oder nur als Einschnürung einer einzigen Zelle, für das Letztere spricht der

Umstand, daß die Sarcode, die doch der eigentliche lebendige Leib der Zelle ist, nicht vollständig in getrennte Theile zerfallen ist; allein offenbar ist dieß ein Verhältniß, welches der wichtigste morphologische Charakter eines Individuen-Stockes ist, nur daß hier die einzelnen Individuen statt durch einen, durch mehrere Stiele mit einander in Verbindung sind. Fassen wir den genetischen Vorgang ins Auge, so läßt er sich in der That mit keinem anderen Prozesse vergleichen, als mit dem der Knospung, denn auch hier haben wir ein freies Herausbilden einer Tochterzelle aus einer Mutterzelle.

Dieser Auffassung entspricht auch das Verhalten der Ordnung der Rhizopoden, wir können sie unmöglich dem gerade aufsteigenden Stammbaum einfügen, sie tragen in ihrer unendlichen Veräftelung zu sehr das Gepräge eines in unfruchtbarer Mannigfaltigkeit sich abarbeitenden Seitenzweiges gleich den Hydroiden, Polypen, den phanerogamen Pflanzen, das heißt lauter Individuen-Stöcken. Dieß sind die Gründe, die mich bestimmen, die Rhizopoden als Individuen-Stöcke einzelliger Wesen aufzufassen.

Rückblick.

Werfen wir nun einen kurzen Rückblick auf das Gesagte, so sehen wir, daß die Organisations-Stufe der Einzelligkeit zwei Gruppen von Wesen umfaßt: 1. Einzeln lebende und 2. zu durch Knospung oder unvollständige Theilung entstandenen Individuen-Stöcken Vereinigte.

Durch die Restriktionen, die wir gemacht haben, ist die Zahl der wirklich einzelligen Wesen ziemlich herabgedrückt worden im Vergleich zu der Ausdehnung, die namentlich manche Botaniker dem Worte geben.

Ich will die Betrachtung über diese Organisations-Stufe nicht abschließen, ohne getreu der Methode, die ich im weiteren Verlaufe meiner Auseinandersetzungen befolgen werde, den Inhalt dieser Organisations-Stufe noch etwas genauer in Bezug auf die Eintheilung in Thiere und Pflanzen zu untersuchen: entschieden thierischer Natur sind die Rhizopoden und Flagel-

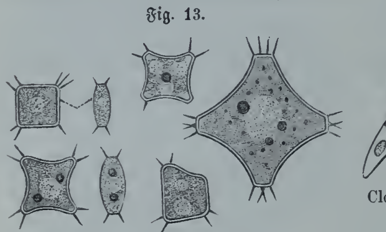
laten, denen als mehr pflanzenartige Gebilde die Diatomaceen, Desmidiaceen und Chroococcaceen gegenüberstehen. Die Vaucheriaceen erinnern durch die Verästlung der Zelle und die bei ihnen zu beobachtenden Bewegungserscheinungen an die nackten Rhizopoden und viele Flagellaten haben eine so auffallende Aehnlichkeit mit den einzelligen Stadien mancher Palmellaceen (siehe Figur 10, a ist die Flagellate Glenomorum tingens, und b der einzellige Zustand von Apiocystis), daß man ohne weiters zugestehen muß, in dieser Organisations-Stufe liege der Knotenpunkt beider Reiche.

Fig. 13.

a b

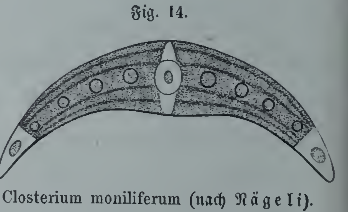
Die Individuen-Stockbildung ist auf beiden Seiten gleich entwickelt, wir haben bei Flagellaten, Ciliaten und Rhizopoden einerseits, Valoniaceen, Exococcaceen anderseits solche aufzuweisen.

Fig. 13.



Polyedrium tetragonum (nach Nägeli).

Fig. 14.



Closterium moniliferum (nach Nägeli).

Fig. 15.



Englena sanquinea (nach Ehrenberg).

Zum Schluß gebe ich noch die Abbildung einiger streng einzelliger Wesen, um dem Leser eine kleine Vorstellung von der Mannigfaltigkeit zu geben, die schon auf dieser Organisationsstufe sich einstellt.

Wien, Ende 1863.

Achter Brief.

Die Organisationsstufen.

Fortsetzung.

2. Einschichtigkeit.

Zellenzahl.

Halten wir uns streng an die Entwicklungsgeschichte des Individuums, wo nach dem einzelligen Eizustand die Dotterfurchung zuerst 2, dann 4, 8, 16 2c. Embryonal-Zellen produzirt, so müßten wir eine Reihe von Organisations-Stufen aufstellen, welche diese Zahlenverhältnisse zur Grundlage haben; wir müßten folgerichtig von einer Zweizelligkeit, Vier-, Achtzelligkeit 2c. reden. Allein wenn wir die faktischen Verhältnisse untersuchen, so finden wir diese Zahlen-Verhältnisse so wenig und unvollständig von bleibenden Formen repräsentirt, daß wir sie füglich nicht zu Zwecken einer Eintheilung festhalten können, ohne uns in Spitzfindigkeiten zu verlieren.

Zweizahl.

Es ist eigentlich nur die Zweizahl als bleibende Form vorhanden, denn wenn man auch die eigenthümliche Symmetrie der Desmidiaceen (siehe Figur 16) und die Kopulationserscheinungen derselben nicht hieher rechnen will, so liefern doch z. B. Chroococcus rufescens Fig. 17 a und Synechococcus aeruginosus Fig. 17 b eine vollkommen zwei-

Fig. 16.

Euastrum margaritiferum Ehr. (nach Nägeli).

Fig. 17.



a



b

zellige Form. Allein schon die Thatsache, daß selbst bei diesen Formen manchmal ein Zusammengesetztsein aus 4 Zellen vorkommt und daß vollends die nächstfolgenden Zahlen noch gar nicht als feststehende Verhältnisse erkannt werden konnten, daß es in einem gegebenen Fall oft schlechterdings nicht möglich ist, zu entscheiden, ob die gefundene Zahl konstant oder nur ausnahmsweise oder überhaupt die höchste ist — diese Thatsache, sage ich, lehrt uns, daß die Zahlenverhältnisse der gemeinschaftlich lebenden Zellen von keiner bedeutenden Wichtigkeit sein können.

Zellgruppirung entscheidend.

Ein einfaches Raisonnement läßt dies auch begreiflich erscheinen, nehmen wir ein einzelliges Wesen, welches das Phänomen der Zelltheilung zeigt, was ist das Resultat dieses Prozesses? Immer eine nach Hunderten und Tausenden zu bemessende Nachkommenschaft von Zellen — und worin besteht der Unterschied zwischen dem zeitlebens einzellig bleibenden Wesen und dem vielzelligen? Nicht etwa in der geringeren Zahl von Zellen, die produzirt werden, sondern nur darin, daß bei dem Einen die durch die Theilung entstandenen Zellen selbstständig und unabhängig von einander fort leben, während im anderen Fall alle an einander kleben bleiben und eine Colonie von Zellen bilden; der Unterschied besteht also nicht in der Zahl, sondern in dem Verhältniß, in das die Abkömmlinge zu einander treten und was den Fortschritt der Organisation aus- und möglich macht, ist die Vereinigung der Zellen zu geselligem Leben.

Es soll damit nicht gesagt werden, daß die Zahl der im gemeinschaftlichen Verbande lebenden Zellen ganz und gar gleichgiltig für die Höhe der Organisation sei, es läßt sich ja schon a priori voraussetzen, daß je größer die Zahl, desto größer die Möglichkeit der Erlangung einer höheren Organisations-Stufe. Die Zahl der Zellen eines menschlichen Körpers ist ungleich größer als die des winzigen Süßwasserpolypen; allein mit der Zahl ist eben nur die Möglichkeit höherer Organisation, nicht aber die Nothwendigkeit derselben gegeben.

Maßstab für die Organisationshöhe.

Ich glaube, es ist hier der Ort, darüber zu sprechen, nach was man denn eigentlich die Höhe einer Organisation mißt, was der Maßstab ist, der zu dieser Werthschätzung führt. Die Antwort auf diese Frage ist sehr einfach, wir können sie uns aus dem täglichen Leben holen: wir messen sie nicht nach der Zahl der in sie eingehenden Individuen, sondern nach der Zahl der Kategorien, in welche diese Individuen zerfallen, mit andern Worten nach der Höhe der Differenzirung. In der Kriegskunst z. B. kann ein Regiment und ein Bataillon aus der gleichen Zahl streitbarer Mannschaft bestehen, das Regiment ist aber doch ein höher organisirtes Ganze, weil es aus einer größeren Anzahl taktischer Körper besteht und somit einer höheren Theilung der Arbeit fähig ist, eine größere Verwendbarkeit besitzt. So ist auch im organischen Leben die Zahl der Schichten, Segmente ꝛc. weit wichtiger als die Zahl der Zellen. Mag die Letztere auch noch so groß sein — sobald sie derart zusammen gruppirt sind, daß keine die andere in ihrer Beziehung zur Außenwelt wesentlich hindert, so ist kein Grund zu einer vielseitigen Theilung der Arbeit, oder um morphologisch statt teleologisch zu reden, keine Reihe verschiedenartiger Existenzbedingungen, somit auch kein Grund zu morphologischer Differenz vorhanden. Das beste Beispiel für die Richtigkeit dieser Auseinandersetzung wird von denjenigen Thier- und Pflanzenformen geliefert, welche die Masse ihrer Zelltheilungs-Produkte in Individuen-Stockform aus einander legen: sie bleiben alle auf niedriger Organisations-Stufe.

Doch kehren wir nach dieser Abschweifung zurück zur Auseinandersetzung der Organisations-Stufen und fassen wir kurz zusammen, was aus dem Vorhergesagten für die Aufstellung derselben folgt. Bei der Mehrzelligkeit sind die niedrigen Zahlenwerthe unwesentlich für die höhere Organisation, wichtig ist nur eine solche Gruppirung der Zellen, daß Differenzen in den Existenz-Bedingungen derselben eintreten müssen, so daß sie, um mich noch einmal der

militärischen Terminologie zu bedienen, in eine größere Anzahl von taktischen Körpern zerfallen.

Aus dieser Erwägung folgt für unsere Darstellung, daß wir als zweite Organisations-Stufe im Allgemeinen denjenigen Zustand ansehen müssen, in welchem ein organisches Wesen aus einer Vielzahl gleichartiger, im Verhältniß der Coordination stehender Zellen zusammengesetzt — um im Gleichniß zu reden, ein einziger taktischer Körper ist. Da die erste Kategorie von taktischen Körpern, wie aus dem späteren Verlauf meiner Darstellung ersichtlich werden wird, die Schichte ist, so habe ich für diese Organisations-Stufe das Wort Einschichtigkeit gewählt. Ich bitte, mich aber ja nicht mißzuverstehen, es soll damit nicht eine bestimmte Art der Aneinanderlagerung dieser coordinirten Zellen, nämlich die Anordnung derselben in eine einzige flächenhafte Schichte bezeichnet werden, sondern dieses Wort soll nur die Gleichartigkeit der Zellen ausdrücken. Das Wort Schichte ist gewählt, weil die Ungleichartigkeit sich hauptsächlich darin ausdrückt, daß die verschiedenartigen Zellen in verschiedene über einander liegende Schichten geordnet sind. Es würde sich der in späteren Organisationsstufen wesentlichen Ungleichartigkeit der Zellen gegenüber allerdings das Wort Gleichzelligkeit empfehlen, allein da dem Worte „gleich" nur das Wort „verschieden" gegenüber gestellt werden kann, ein Wort, womit über die Zahl der Verschiedenheiten nichts ausgesagt wird, so ziehe ich für die Bezeichnung der zweiten Organisationsstufe das Wort Einschichtigkeit vor, trotz seiner einseitigen Bedeutung.

Definition der Einschichtigkeit.

Wir nennen also „einschichtig" diejenigen mehrzelligen organischen Wesen, deren einzelne Zellen gleichartig sind, welche, um mich bildlich auszudrücken, gleiche soziale Stellung, gleiche Rechte und Pflichten haben, und als Grund dieser Gleichartigkeit erkennen wir

Ursache der Einschichtigkeit.

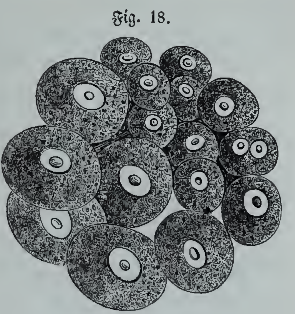
1) eine verhältnißmäßig geringe Zahl, und
2) eine derartige Lagerung der Zellen, daß keine von der andern in ihrer Beziehung zur Außenwelt abhängig

ist, daß alle in gleicher Weise mit ihr kommuniziren können.

Die Einschichtigkeit als Entwicklungsstadium.

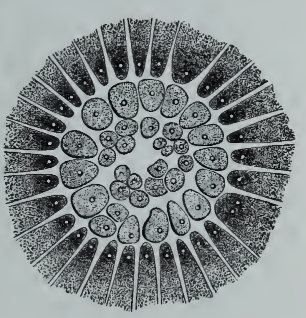
Als Entwicklungsstadium treffen wir bei den Thieren diese Organisationsstufe dann, wenn die Dotterfurchung die Eizelle in eine Anzahl gleicher, oder nahezu ähnlicher Furchungskugeln zerschnitten hat. Es ist dies ein Zustand von verhältnißmäßig kurzer Dauer. Von den später näher auszuführenden Modalitäten dieser Organisationsstufe kommen als Entwicklungsstadium bei den Thieren nur zwei vor: Entweder ballen sich die Furchungskugeln wie in Figur 18 kuglig zu einer brombeerartigen Gestalt zusammen — dieß geschieht überall da, wo kein Nahrungsdotter vorhanden ist — oder wo ein solcher auftritt, wie z. B. bei den Tintenfischen (siehe Figur 19), bei den Vögeln ꝛc., da sehen wir die Furchungskugeln in einer flächenhaften Schichte auf dem Nahrungsdotter liegen.

Fig. 18.



Furchungsstadium eines Eies (nach Leydig).

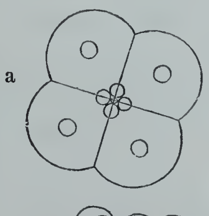
Fig. 19.

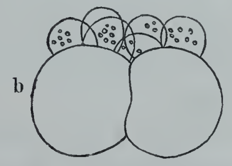


Furchungsstadium des Cephalopoden-Eies (nach Kölliker).

Ich möchte jedoch hier sogleich zeigen, wie innig diese zwei verschiedenen Formen der ersten Entwicklungsstufe zusammenhängen. Wir sehen nämlich bei einer Menge von Thieren, namentlich Molluscen, deren Eier man mit Recht den Nahrungsdotter abspricht, bei der Dotterfurchung eine Ungleichheit der Embryonalzellen, welche für die weitere

Fig 20.





Furchung des Eies von Entoconcha mirabilis (nach Müller).

Entwicklung von bedeutender Wichtigkeit ist. Zu einer gewissen Zeit besteht nämlich das gefurchte Ei (siehe Fig. 20 a) aus vier kleineren lichteren, spezifisch leichteren Zellen, die deshalb immer die obere Seite des Eies bilden, und aus vier größeren, dunkler gefärbten schwereren Zellen. Im weiteren Verlauf (Fig. 20 b) sieht man, daß die erstern kleineren, obenaufliegenden sehr rasch durch Theilung sich vermehren, während die Anderen fast gänzlich ruhen, die Folge ist, daß die Abkömmlinge der ersteren sich über die Oberfläche der letzteren ausbreiten, und sie nach und nach vollkommen einhüllen. Jetzt ist das Wesen nicht mehr ein- sondern zweischichtig. Wohl sieht man später auch bei den jetzt central liegenden Zellen eine Vermehrung durch Theilung jedoch in sehr langen Pausen eintreten; aber dennoch können wir nicht umhin, anzuerkennen, daß hier ein ganz ähnliches Verhältniß stattfindet, wie beim Vorhandensein eines Nahrungsdotters; gerade so wie die kleinen oben aufliegenden Zellen jene großen, umwachsen die Zellen des Bildungsdotters den Nahrungsdotter. Eigenthümliche Verhältnisse bietet die Keimhautbildung der Insekten, doch würde uns deren Schilderung zu weit abführen.

Wir haben also Vermittlungsstadien zwischen den zwei oben angegebenen Modalitäten, welche uns lehren, daß keine scharfe Gränze zwischen ihnen besteht, und wenn wir in Erwägung ziehen, daß das Vorhandensein eines Nahrungsdotters bei so verschiedenartigen Thieren, wie den Tintenfischen, den Insekten, Reptilien und Vögeln vorkommt, so werden wir diesem Unterschiede eine nur sekundäre Wichtigkeit beimessen.

Einschichtigkeit als bleibende Organisationsstufe.

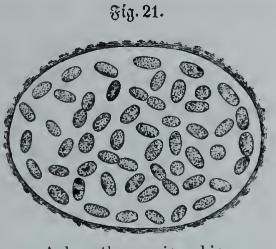
Wichtiger dagegen sind dieſe Unterschiede der Gruppirungen bei den stabilen Formen der Einschichtigkeit, welche, wie wir sogleich sehen werden, sämmtlich in's Pflanzenreich fallen. Wir begegnen jedoch bei derselben einer größeren Anzahl von Modificationen, die man in zwei Kategorien formen kann.

Regellose Form.

Zu der ersten Kategorie rechnen wir zunächst den Fall, wo die Zellen einen mehr oder weniger regellosen

Haufen bilden, wie z. B. bei manchen Chroococaceen und Palmellaceen. Man beobachtet dabei immer eine größere Menge zäher Extrazellularsubstanz, deren Anwesenheit die Regellosigkeit ohne Zweifel erst möglich macht.

Fig. 21.



Aphanothece microphica (Nägeli).

Diese allgemeine Form läßt sich nicht auf eine bestimmte Modalität der Zelltheilung zurückführen, sie kommt eben so gut bei der Theilung in allen Richtungen des Raums vor, als z. B. wie Figur 19 zeigt, auch bei der Lineartheilung, wir haben somit als ursächliches Moment nur die größere Menge und geringere Consistenz der Extrazellularsubstanz anzusehen; daß die letztere, die Consistenz so gut, wie die Menge von Wichtigkeit ist, lehrt uns ein Fall, sobald die Consistenz derselben größer ist, so erscheint eine zweite Modalität, die kugelschalige Form, wie wir sie oben in Fig. 6 und 7 pag. 156 abgebildet haben.

Diesen zwei Modalitäten möchte ich den Rang von Seitenabzweigungen geben. Das frühzeitige Auftreten von Extrazellularsubstanz ist gewiß ein Umstand, der der Fortentwicklung zu neuen Kombinationen hinderlich im Wege steht, wenigstens in der Entwicklung der höheren Thiere sehen wir die Extrazellularsubstanz immer erst später, wenn die Zellproduktion schon etwas nachgelassen hat, auftreten und es ist dieß ja auch ganz natürlich. Wenn eine Zelle Extrazellularsubstanz producirt, so kann dieß doch wohl nur auf Kosten ihrer anderweitigen Productionsfähigkeit, das heißt ihrer Vermehrung durch Theilung geschehen; andererseits lehrt uns die Betrachtung der Knorpelzellen, der Bindegewebe und Knochenzellen, daß mit dem Auftreten größerer Quantitäten von Extrazellularsubstanz die Aktivität der von ihr eingeschlossenen Zellen abnimmt. Wo sie wie im echten Knorpel isolirt liegen, verharren sie in einer Art von Winterschlaf-ähnlicher Unthätigkeit und in den andern Geweben, wo sie durch ihre Ausläufer zu einem Röhrchennetz

zusammmengehängt sind, sind sie nur mehr passive Existenzen. Dieß sind meiner Ansicht nach ausreichende Gründe, die hieher gehörige Form als unfruchtbare, über die vorliegende Organisationsstufe sich nicht erhebende Wurzelschößlinge des Stammbaumes bei Seite zu setzen.

Gehen wir über zur zweiten Kategorie von Modalitäten der Einschichtigkeit, so ist als gemeinsamer Charakter die Abwesenheit größerer Mengen von Extrazellularsubstanz hervorzuheben: die Zellen liegen dicht oder wenigstens nahezu dicht aneinander. Versuchen wir sie zu scheiden, so kommen wir auf drei ziemlich scharf getrennte Formen, welche auf drei Modalitäten der Zelltheilung zurückzuführen sind.

Kugelform.

1. Wenn die Theilung nach allen Richtungen des Raumes, also in derselben Weise stattfindet, wie bei der Dotterfurchung des thierischen Eies, so muß wie bei dieser ein kugeliges Zusammengruppiren eintreten, die sogenannte Brombeerform, eine solche Form ist eine Palmellacee (siehe Fig. 22), bei der die Zellen mit keilförmigen Enden im Zentrum zusammenstoßen. Diese Form der Einschichtigkeit ist begreiflicher Weise außerordentlich selten bleibend, denn es kann nur eine beschränkte Zahl von Zellen zu einer solchen, wie Nägeli es nennt, „soliden Familie" zusammentreten. Sobald die Zahl der Zellen größer wird, so sind nur zwei Modalitäten denkbar, entweder bleibt ein Theil derselben central und die andern werden peripherisch, dann ist die nächste Organisationsstufe, die Zweischichtigkeit, die nothwendige Folge, da die central liegenden Zellen eine abweichende Form und Beschaffenheit erlangen; oder die brombeerförmige Familie wird hohl, kugelschalig, wobei die Kugelschale meist netzförmig durchbrochen ist.

Fig. 22.

Sorastrum spinulosum (nach Nägeli).

Fig. 22.

Coelastrum sphaericum (nach Nägeli).

Dieses Bild zeigt eine andere Palmellacee (Fig. 23). Von dieser letzteren Form gilt dasselbe, was ich

von den Modifikationen der ersten Kategorie gesagt habe, sie bildet einen unfruchtbaren Seitenzweig; denn mag die Zahl der Zellen auch noch so groß werden, immer bestehen für dieselben durchaus gleichartige Existenzbedingungen und so entfällt jeder Grund für eine Differenzirung.

Flächenform

2. Wenn die Zelltheilung nicht nach allen Richtungen des Raumes erfolgt, sondern so, daß alle Theilungsebenen auf ein und derselben Ebene senkrecht stehen, unter sich aber sich winklig durchschneiden — ich nenne dieß die Meridiantheilung, — so erhalten wir die zweite Hauptform der Einschichtigkeit, die Flächenhafte: alle Zellen werden in einer Ebene liegen. Die Entwicklungsgeschichte der Ulven belehrt uns, daß diese Form aus der nächsten hervorgeht. Es entsteht nämlich zuerst eine Zellreihe und dann erst durch Auftreten einer zweiten Zelltheilungsrichtung das einschichtige Zelllager. Ich habe bereits früher in Fig. 8 pag. 156 eine solche Form abgebildet, ich füge jetzt nur noch in Fig. 24 den Querschnitt einer Ulvacee hinzu, um zu zeigen, wie hier die eiförmigen Zellen durch eine reichlichere Menge Extrazellularsubstanz verklebt in einer Ebene beisammen liegen, ein blattartiges Gebilde darstellend. Wichtig für die nächste Organisationsstufe ist, ob eine solche Zellschichte auf einer Seite einem fremden Körper aufliegt oder auf beiden Seiten frei ist.

Fig. 24.

Fig. 25.



Nostoc commune (nach Nägeli).

Zellreihe.

3. Wenn bei der Zelltheilung alle Theilungsebenen zu einander parallel stehen, also die Theilung nur in einer Richtung des Raumes (Aequatorialtheilung) erfolgt, so entsteht die Zellreihe, das heißt, eine lineare Aneinanderfügung von Zellen, wie z. B. die Nostochinen Fig. 25 Zygnemaceen Conferven &c. zeigen. Bei dieser scheinbar so einfachen Modalität kommt eine Anzahl von Abweichungen in der Art der Zelltheilung vor, die wir jedoch nur andeuten, weil sie für die höheren Or-

ganisationsstufen nicht von Belang sind. Das Wachsthum der Zellenreihe kann nämlich an beiden Enden stattfinden, wie bei den Nostochinen oder blos an Einer, wie bei den Zygnemaceen; ferner es kann ein bloßes Spitzenwachsthum vorhanden sein, indem sich immer blos die Endzelle theilt oder ein intercalares, wenn alle oder einzelne in der Mitte liegende Zellen sich theilen. Eine Modifikation ist jedoch einer genauen Erörterung bedürftig, weil sie nicht nur eine Fortentwicklung der vorliegenden Organisationsstufe ist, sondern auch die Grundlage einer Form der nächst höher liegenden. Wenn in den Zellen einer solchen Reihe eine Meridiantheilung derart eintritt, daß jedes Glied der Reihe zunächst aus zwei in gleicher Höhe neben einanderliegenden im Querschnitt halbkreisförmigen Zellen Fig. 25 a und dann aus vieren (b) besteht, so erhalten wir eine Modifikation der Reihenform, welche ich die solide nennen möchte. Sie kommt als stabile Form nicht vor, wohl aber als Entwicklungsstufe bei den Stilophoreen, von welchen wir im nächsten Kapitel reden werden, weil sie die Organisationsstufe der Zweischichtigkeit erreichen. Dagegen gehört hieher eine bleibende Form, die eine Consequenz dieser Modifikation ist. Wenn nämlich die 4 Zellen im Centrum, wo sie zusammenstoßen, sich von einander entfernen, einen Hohlraum zurücklassend wie bei Enteromorpha (Fig. 27 a) und weitere radiale Theilungen zunächst 8 dann 16 Zellen (Fig. 27 b) erzeugen, so entsteht eine hohle, einschichtige Röhre an der Spitze von Einer Zelle geschlossen. Ich möchte dieß die lineare Kugelschaligkeit nennen.

Solider Zellstrang.

Fig. 26.

a

b

Lineare Kugelschaligkeit.

Fig. 27.

a

b

Querschnitt von Enteromorpha (nach Nägeli).

Damit wären die wichtigsten Modifikationen der Einschichtigkeit erschöpft und wir wollen noch einen kurzen Rückblick speziell mit Bezug auf den Werth derselben für die Fortbildung des Stammbaumes auf sie werfen. Wir haben im Ganzen 8 Modifikationen aufgezählt, unter denen dreimal die Kugelschaligkeit erscheint. Einmal haben

wir sie als Folge größerer Mengen einer consistenten Extrazellularsubstanz gefunden und dann als Entwicklung aus der Kugelform und der soliden Reihenform. Wenn wir im Auge behalten, daß ein einmal hohl gewordenes organisches Gebilde fast nie den Rückweg einschlägt und wieder solid wird, und daß wir im Entwicklungsgang der höheren Organismen als charakteristisches Merkmal der ersten Entwicklungsphasen ein möglichst dichtes Zusammenliegen der Zellen beobachten, so dürften wir kaum fehlgreifen, wenn wir dieses frühzeitige Hohlwerden als Veranlassung des Zurückbleibens auf niederer Organisationsstufe deuten und in der That finden wir auch keine Wesen, welche wir als Fortentwicklungen dieser kugelschaligen Formen ohne Zwang betrachten können. Aus diesem Grunde möchte ich dieselben als eben soviele Seitenzweige des Stammbaumes ansehen. Daß die regellose Form ebenfalls ein Seitenzweig ist, habe ich schon oben wahrscheinlich gemacht. Unter den überbleibenden vier Modifikationen stehen bereits zwei im Verhältniß der Succession, die einfache und die solide Reihenform; bei einer Weiterentwicklung kommt somit nur die Eine von ihnen, die solide, in Betracht und wenn wir zu ihr die zwei übrig bleibenden Formen, die kuglige und die flächenhafte rechnen, so bleiben uns im Ganzen 3 Modifikationen zur Fortbildung in die nächst höhere Organisationsstufe.

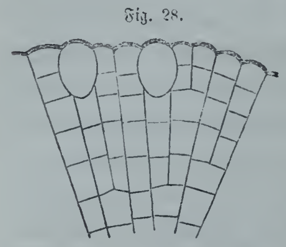
Individuenstöcke.

Um den Inhalt dieser Organisationsstufe zu erschöpfen, muß man noch nach dem Vorkommen der Individuenstocksbildung aussehen, was um so wichtiger ist, als ja, wie schon wiederholt bemerkt, dieser Prozeß immer ein Kriterium für das Stehenbleiben auf niederer Organisation ist. Ganz außer Betracht kommen hier die zwei ersten Formen der Kugelschaligkeit, sie können nicht einmal Individuenstöcke bilden und das Gleiche gilt von der regellosen Form. In ausgedehntem Maße beobachten wir dagegen die Individuenstocksbildung

1) bei der einfachen Reihenform; — die Ceramien, Conserven, Chantransien und Ectocarpeen sind verästelte Zellreihen, d. h. Individuenstöcke von Zellreihen, welche bald dichotomisch

bald quirlständig 2c. sind: kurz in allen möglichen Modifikationen, von denen wir jedoch nur eine einzige erwähnen wollen, weil sie zu einer Verwechslung Anlaß geben kann. Es ist dieß der Fall, wo die verästelten Zellreihen in einer Fläche liegen und an ihren Rändern so verkleben, daß ein zusammenhängendes flächenhaftes Gebilde entsteht, so verhält es sich bei der Alge Coleochaete Fig. 28 und der Floridee Ptilote.

Fig. 28.



Coleochaete (nach Nägeli).

2) Bei der flächenhaften Form finden wir gleichfalls Individuenstocksbildung allein als eine sehr monotone Knospung von Seitenlappen und sie nimmt hier einen sehr unbedeutenden Rang ein.

3) Bei der linearen Kugelschaligkeit ist sie ebenfalls vorhanden, allein bildet auch hier keinen größeren Formenreichthum.

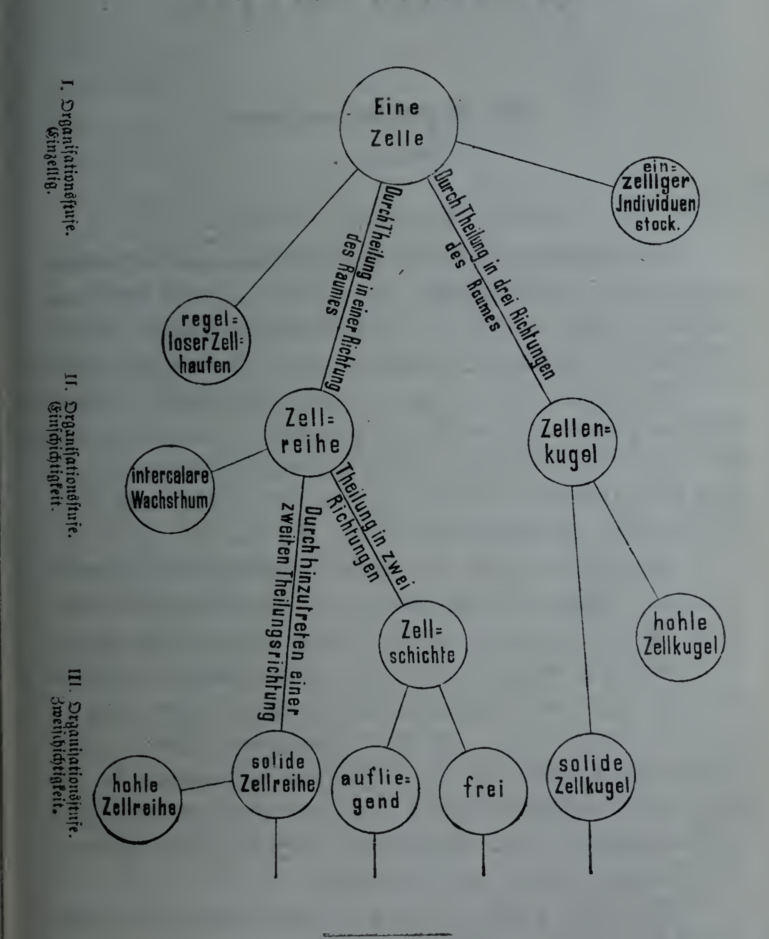
Diesen Fällen ihres Vorkommens steht gegenüber das Fehlen derselben bei der solid kugligen Form; bei dieser ist sie auch in der That eine morphologische Unmöglichkeit, wo immer wir hier uns ein zweites Individuum angehängt denken mögen, müßte eine Störung in der Gleichartigkeit der Lebensbedingungen eines Theiles der Zellen eintreten und es würde eine höhere Organisationsstufe auftauchen. Die solid kuglige Form ist eben gerade diejenige, welche zur höchsten Organisationsstufe führt und deßwegen treibt sie auch noch keinen ihre Kräfte hemmenden Seitenzweig.

Zum Schluß muß ich noch auf den bemerkenswerthen Umstand aufmerksam machen, daß das Thierreich keine einzige einschichtige bleibende Form aufzuweisen hat und daß die solide Kugelform, in der sich die Entwicklung aller niedrigeren Thiere ausnahmslos bewegt, bei den Pflanzen blos durch eine einzige Alge (Sorastrum Fig. 22) repräsentirt wird.

Es wird die beste Rekapitulation sein, wenn ich in Folgendem das Schema der zwei ersten Organisationsstufen und

ihrer Modifikationen gebe, aus dem zugleich ersichtlich ist, welche derselben eine Fortbildung in die dritte Organisationsstufe hinein erhalten.

Schema
der zwei ersten Organisationsstufen.



Neunter Brief.

Die Organisationsstufen.

Fortsetzung.

3. Die Zweischichtigkeit.

Der Grundsatz, daß die Existenzbedingungen bestimmend nicht nur auf die Verrichtung, sondern auch auf die Form einwirken, gilt nicht nur für die Organismen im Ganzen, sondern ist vielleicht noch klarer ersichtlich an ihren Theilen, den Zellen.

Wo wir ein mehrzelliges Geschöpf finden, dessen einzelne Zellen so gelagert sind, daß nicht für alle die gleichen Ernährungsverhältnisse bestehen, sehen wir immer eine dieser Differenz entsprechende Verschiedenheit der Form.

Sehen wir ab von den nackten (wandungslosen) Zellen, z. B. der Rhizopoden, Schwämme 2c., welche feste Nahrungsstoffe in sich aufnehmen und in ihrem Innern lösen können, so findet die Ernährung der Zellen durch Eindringen flüssiger Nahrung aus den umgebenden Medien statt, indem diese die Zellhülle durchdringen. Bei der freilebenden Zelle ist dieser Eintritt direct überall da, wo die Zellhülle durchgängig ist. Bei einem Zell-Conglomerat jedoch, wo nur ein Theil der Zellen in Berührung mit den umgebenden Medien steht, sind zweierlei Ernährungsverhältnisse zu unterscheiden.

Directe und indirecte Ernährung.

Die in der Peripherie liegenden Zellen berühren mit einer Fläche das umgebende Medium, mit der entgegengesetzten stoßen

sie an Zellen, welche von dem umgebenden Medium gänzlich abgeschlossen sind, mit den übrigen Flächen an Zellen ihresgleichen. Da nun die centralgelegenen Zellen ihre Nahrung nur indirect von den peripherischen beziehen, und ihre Ausscheidungsproducte an sie abgeben können, müssen die letzteren eine doppelte Function in Betreff des Stoffwechsels übernehmen: sie haben nicht nur für ihre eigene Nahrung und Absonderung zu sorgen, sondern auch für die ihrer Hintermänner. Die unausbleibliche Folge ist eine Differenz in Form und Größe zwischen peripherischen und centralen Zellen, und ein Wesen, das aus diesen zwei Zellkategorien aus peripherischen und centralen zusammengesetzt ist, nenne ich *zweischichtig*.

Zelltheilung parallel der Ernährungsfläche.

Wir haben im vorhergehenden Briefe drei Richtungen der Zelltheilung als die Ursachen der Einschichtigkeit kennen gelernt, nämlich die Aequatorialtheilung, die erste und die zweite Meridiantheilung, welche alle drei senkrecht aufeinander stehen. Bei der einzeln lebenden Zelle sind dies die einzig möglichen Theilungsebenen, sobald aber durch diese Theilungen ein mehrzelliges Geschöpf entstanden ist, dann ist eine *vierte* Theilungsrichtung möglich, deren Lage man nicht mehr beurtheilt nach der Richtung, in welcher sie die einzelne Zelle schneidet, sondern nach der Stellung, welche sie zum Zellcomplex einnimmt: Sie verläuft immer parallel der Außenfläche des Ganzen, oder, da die Außenfläche die ernährende ist, *parallel der Ernährungsfläche*. Sie gehört also in dieselbe Kategorie, wie die Theilungsebenen, welche die Zelle in Membran, Inhalt, Kern und Kernkörperchen zerfallen machen, ist ein Phänomen der schon öfter erwähnten concentrischen Schichtung und ihr Auftreten offenbar bedingt durch die Ernährungsvorgänge.

Dies wird schon deshalb in hohem Grade wahrscheinlich, weil *sie der ernährenden Fläche parallel geht*. Es wird aber noch evidenter, wenn man die Bedingungen ihres Auftretens näher ins Auge faßt. Setzen wir den Fall: Aequatorial- und Meridiantheilungen haben eine solide einschichtige Zellkugel erzeugt, wie wir sie bei Sorastrum Figur 22 sahen.

Unter welchen Ernährungsverhältnissen stehen da die Zellen? Die der Außenwelt zugewendete peripherische Fläche ist die einzige, welche Nahrung aufnimmt und abscheidet, die dem Mittelpunct zugewendete ist in dieser Beziehung nicht nur functionslos, sondern steht, sobald die Einfuhr größer ist als die Ausfuhr, d. h. also, wenn die Zelle wächst, unter dem Druck des Einfuhrstroms. Die Seitenwandungen sind gänzlich functionslos, da bei der absoluten Gleichartigkeit der durch sie getrennten Stoffe weder ein Stoffwechsel durch sie stattfindet — bekanntlich treten ja die Erscheinungen der Endosmose und Exosmose nur zwischen chemisch-differenten Flüssigkeiten auf — noch ein einseitiger Druck auf sie geübt wird. Es findet also eine durch die Ernährungsverhältnisse bedingte Differenz zwischen peripherischem und centralem Theil der Zelle statt, und die Folge davon ist die Trennung dieser beiden Theile durch die in Rede stehende, der Ernährungsfläche parallel laufende Theilungsebene. Weiter wissen wir aus den Untersuchungen der Botaniker, daß der Theilung einer Zelle ein Wachsthum derselben in einer bestimmten Richtung vorausgeht, und daß die Theilungsebene immer senkrecht zu dieser Wachsthumsrichtung steht. Nun ist einleuchtend, daß die Richtung des Wachthums in erster Linie abhängt von der Richtung der Stoffzufuhr, und so wird auch von dieser Seite her die Abhängigkeit dieser Zelltheilung von den Ernährungsverhältnissen dargethan.

Bildung von Rinde und Mark.

Das schönste Beispiel für das soeben Gesagte liefert uns eine dem Fucus verwandte Alge. Fig. 29 stellt den Querschnitt des eingerollten Randes dieser Pflanze vor: von der durch eine einzige Zelle gebildeten Spitze an beginnt bei der dritten Zelle eine Theilung in zwei ungleich große Zellen, eine größere, die der concaven Fläche angehört, eine kleinere an der convexen. Sehen wir nach der Ursache, so kommen wir zu demselben Resultat wie oben: für den concaven Rand bestehen andere

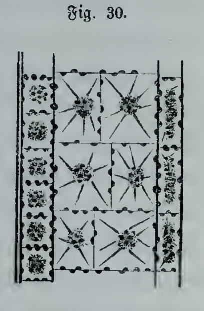
Fig. 29.



Querschnitt durch Padina Pavonia nach Nägeli (Rand).

Ernährungsverhältnisse wie für den convexen, der letztere ist der ernährenden Außenwelt zu-, der letztere abgewendet, daher die Theilung in ungleiche Theile. Verfolgen wir den Querschnitt noch weiter bis dahin, wo die Einrollung ganz aufhört, somit auch die bis dahin von der ernährenden Außenwelt abgeschlossene concave Fläche mit dieser in Berührung kommt. Sogleich tritt jetzt derselbe Vorgang auf, es trennt sich auch auf dieser Seite eine kleinere Rindenzelle ab (s. Fig. 30). Während der eingerollte Theil aus einer Rindenschichte und einer Markschichte bestand, besitzt der nicht aufgerollte auf beiden Seiten eine Rindenschichte. Die ältere, dem convexen Rande angehörige unterscheidet sich zudem von der jüngeren des concaven dadurch, daß ihre Zellen dicker aber weniger breit sind — eine Folge ihrer Abstammung, denn die ältere Rindenschichte löste sich von dem das Wachsthumscentrum bildenden einschichtigen Rande, dessen Zellen kleiner sind, als die Markzellen, von denen die jüngere Rindenschichte sich ablöste.

Fig. 30.



Querschnitt von Padina Pavonia nach Nägeli.

Größenunterschied zwischen Rinden- und Markzellen.

Nachdem wir am vorliegenden Beispiel eine für die Trennung in zwei Schichten wesentliche Ursache ersichtlich gemacht, wenden wir uns zu der Folge, die sie in Bezug auf die gestaltlichen Verhältnisse der Zellen in den zwei Schichten hat. Schon an Figur 29 sehen wir, daß der Unterschied zwischen Mark- und Rindenzellen hauptsächlich darin besteht, daß die Ersteren größer sind, als die Letzteren. Wenn wir uns nicht über diese, und die paar nächsten Organisationsstufen erheben, so finden wir, daß dies eine allgemeine Erscheinung ist. Es muß also ihre Erklärung auch in allgemeinen dauernden Verhältnissen zu suchen sein.

Ursache dieser Differenz.

Wir haben oben gesehen, daß die Rindenzellen nicht nur für ihre eigene Ernährung und Absonderung Sorge tragen müssen, sondern auch für die ihrer Hintermänner. Da die Menge der ein- und austretenden Stoffe ceteris paribus von

der Oberflächeentwicklung abhängt, so ist folgendes klar: durch eine Zellenwand von gegebener Größe wird gleich viel Nahrungsstoff aufgenommen werden, ob sie einen Hintermann hat oder nicht, aber wenn sie einen hat, der ihr einen Theil des aufgenommenen Nahrungsstoffes entzieht, wird ihr zu ihrer eigenen Ernährung, respective für ihr Wachsthum, weniger Nahrungsstoff übrig bleiben, d. h. sie wird in ihrem Wachsthum gehemmt werden gegenüber einer Zelle, die keinen Tribut zu zahlen hat, wie beispielsweise der Hintermann die Markzelle. Hiezu kommt aber noch ein zweiter Umstand: der Stoffwechsel besteht nicht nur in Stoffaufnahme, sondern auch in Stoffabgabe, da zwischen dem Inhalt der Rindenzelle und dem umgebenden Medium größere chemische Differenzen bestehen, als zwischen dem Inhalt der Rindenzelle und der an sie stoßenden Markzelle, und da die Größe der Stoffabgabe mit dieser chemischen Differenz wächst, so hat die Rindenzelle auch einen größeren Ausgabeconto als die Marktzelle; also ein zweiter Grund, warum die Erstere im Wachsthum zurückbleiben muß. Damit sind wir aber noch nicht zu Ende, denn man könnte ja sagen: Rindenzelle und Markzelle tauschen Stoffe gegenseitig aus, jede gibt der andern und empfängt von ihr. Wenn die Stoffe, die gewechselt werden, gleichartig wären, ließe sich dieser Einwand hören, aber das ist nicht der Fall, denn was die Rindenzelle von der Markzelle empfängt, ist verbrauchtes, zum Wachsthum nicht mehr taugliches Material, während umgekehrt das, was die Markzelle empfängt, plastisches Material ist, die Letztere befindet sich somit im Vortheil, und wird größer.

Gewebspannung.

Diese Auseinandersetzungen erhalten eine außerordentliche Stütze an den Untersuchungen der Botaniker über die Gewebespannung bei den Pflanzen. Schneidet man ein Stück eines Pflanzenstengels parallel der äußeren Oberfläche in Streifen, so behalten dieselbe nicht die gleiche Länge, die das Stengelstück im Ganzen hatte: Die äußere Lage, also die Rinde verkürzt sich, die innerste Lage, das Mark, verlängert sich. Z. B. am Stengel von **Nicotiana tabacum** nimmt, wenn das Stück

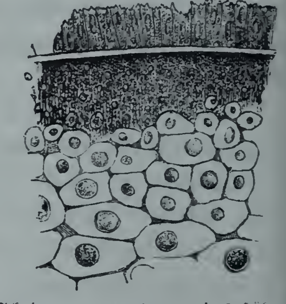
100 Theile lang war, die Rinde 96.9, das Holz 98.9, das Mark 103.5 Längentheile an. Sachs bemerkt hiezu (Physiol. Botanik 4. Band, Pag. 469): „Daraus resultirt offenbar in dem unverletzten Stück eine stetige, von außen nach innen zunehmende Spannung, und daß in der That eine solche Stetigkeit besteht, zeigt die Beobachtung, daß jede Schicht in sich selbst wieder eine entsprechende Spannung zeigt, denn sowohl die abgezogene Rinde, als auch das abgezogene, noch weiche Holz krümmt sich energisch nach außen concav. Schneidet man vom Mark einen äußeren Längestreifen ab, so krümmt sich auch dieser concav nach außen."

Es stimmt somit die Gewebespannung insofern mit der Zellgröße überein, als beide von der Oberfläche nach der Tiefe hin zunehmen. Mithin dürfen wir annehmen, daß beide die gleiche Ursache haben, und zwar die oben auseinandergesetzte Zunahme des Saftdruckes von der Oberfläche nach der Tiefe. Ich füge dem nun noch bei, daß, was weder Hofmeister noch Sachs erwähnen, auch bei dem Thierkörper dieselben Differenzen in der Gewebespannung vorkommen: Das Klaffen einer Hautwunde zeigt deutlich, daß die Gewebespannung der Epidermis größer ist, als die der darunterliegenden Cutis, und wenn der Chirurge behufs einer Amputation mittelst eines Cirkelschnittes die Weichtheile durchschneidet, so verkürzt sich die Haut stärker als die Muskeln, und unter den Muskeln wieder die Oberflächlichen stärker als die Tieferen, so daß die Wundfläche des Amputationsstumpfes einen nach außen vorspringenden Kegel bildet. Wenn man von einem frischgetödteten Thier einen Hautstreifen ablöst, so zeigt er dieselbe Rollung mit der Concavität nach außen, wie die abgezogene Rinde eines Pflanzenstengels; freilich kehrt sie sich später ins Gegentheil um, wenn die Vertrocknung, die in der saftigeren Cutis stärker ist, als in der Epidermis, bis zu einem gewissen Grade vorgeschritten ist. Selbst innerhalb der Epidermis nimmt die Gewebespannung von der Oberfläche nach der Tiefe zu, denn, wenn man sie abzieht, so rollt sie sich gleichfalls concav nach außen.

Gewebspannung der Thiere.

Uebrigens sei sogleich bemerkt, daß nicht all das, was die Botaniker unter Gewebespannung verstehen hierher gehört, denn sie verstehen darunter nicht nur die Spannung des flüssigen Zellinhaltes, sondern auch die der Zellhäute, welche bei der Pflanze meist eine noch größere Rolle spielt, als die erstere. Im Thierkörper fällt bei sehr vielen Geweben die Spannung der Zellhaut weg, einfach deshalb, weil keine vorhanden ist. Dennoch sehen wir auch bei solchen Geweben, wie Figur 31, wo von gespannten Zellhäuten keine Rede sein kann, die besprochene stätige Größezunahme von der Oberfläche gegen die Tiefe.

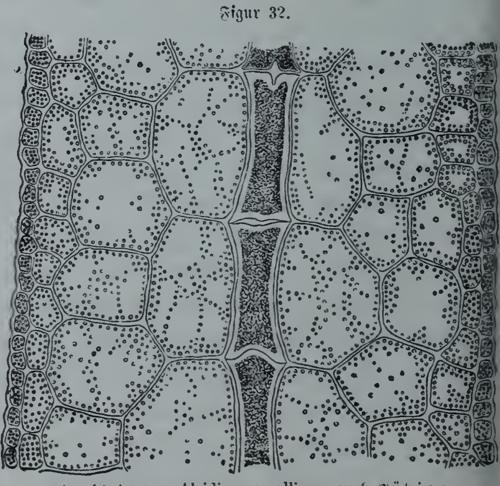
Fig. 31.



Schnitt durch den Dotter eines Hühnereies nach His.

Auf Grund der vorstehenden Erwägungen läßt sich mit aller Wahrscheinlichkeit sagen: Die Differenz in den Ernährungsverhältnissen der Rinden- und Markzellen bewirkt eine morphologische Differenz, die darin besteht, daß die Rindenzellen kleiner bleiben, während die Markzellen zunehmen, und daß den Letzteren eine stärkere Gewebsspannung zukommt. Der beste Beweis dafür, daß dies ein allgemeines Gesetz ist, liegt darin, daß dieser Größeunterschied nicht blos da besteht, wo neben der Rindenschichte eine Lage von Markzellen sich findet. sondern auch wo die Markzellen mehr

Figur 32.



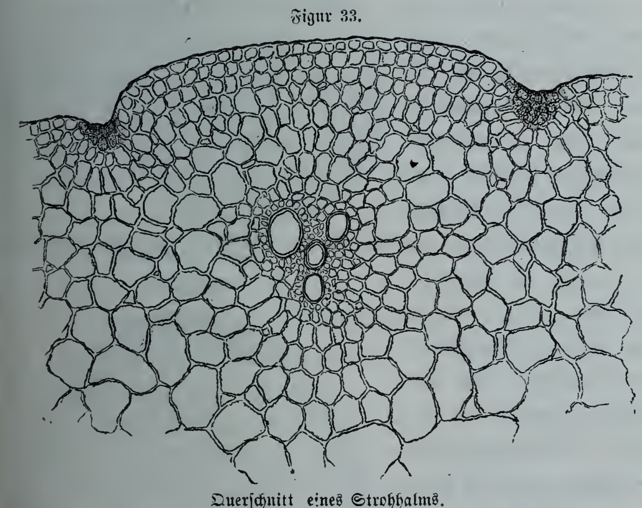
Längsschnitt von Alsidium corallinum nach Kützing.

fach geschichtet sind — man vergleiche obige Figur 31 mit der folgenden Figur 32, welche die Alge Alsidium corallinum im Längsschnitt zeigt — werden die Zellen des Marks immer größer, je entfernter von der Oberfläche sie liegen.

Allgemeinheit des Größengesetzes

Gegen diese Darstellung könnte man einwenden, daß bei höher organisirten Geschöpfen, Pflanzen sowohl als Thieren, dieser Größenunterschied zwischen Rinden- und Markzellen (ich bemerke hier, um Mißverständnissen vorzubeugen, daß ich unter Markzelle alle Zellen verstehe, welche nicht an der Oberfläche des Leibes liegen) verwischt ist. Dies ist nicht nur kein Einwand, sondern die hier obwaltenden Verhältnisse sind eine directe Bestätigung obiger Ausstellungen. Der Größeunterschied ist nämlich überall da verwischt, wo die Ernährung der Zellen

Figur 33.

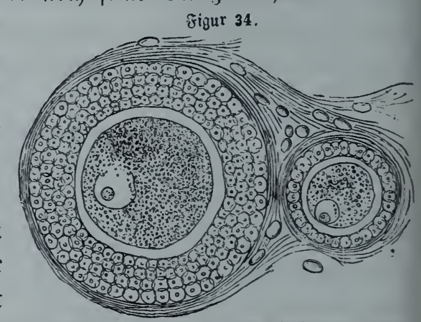


Querschnitt eines Strohhalms.

nicht mehr blos von der äußern Oberfläche des Körpers her erfolgt, sondern auch von Innen, wenn also in Intercellulargängen, wie bei den Blättern der Luftpflanzen oder in Saftgefäßen, wie bei den Gefäßpflanzen, oder endlich in Blut- und Lymphgefäßen, und im Darm, wie bei den höheren Thieren, Ernährungsflüssigkeiten circuliren. Vollends verwirrt werden natürlich diese Verhältnisse da, wo, wie bei den in der Luft lebenden

Organismen, die Rindenzellen in Folge der eigenthümlichen chemisch-physikalischen Verhältnisse verhornen und absterben oder mit dicken Cuticularschichten sich bedecken, so daß nicht mehr sie es sind, welche die Ernährung ihrer Hintermänner besorgen, wo sie vielmehr von den Letzteren gefüttert werden. Man betrachte nur einmal den Querschnitt einer Gefäßpflanze (siehe Figur 33, der eines Strohhalmes), so wird man in der Kleinheit der Zellen, die zunächst um das Gefäßbündel liegen, gegenüber den anderen Parenchymzellen erkennen, daß das oben erörterte Gesetz, die direct ernährte Zelle sei kleiner als die indirect ernährte, auch hier noch seine Giltigkeit hat.

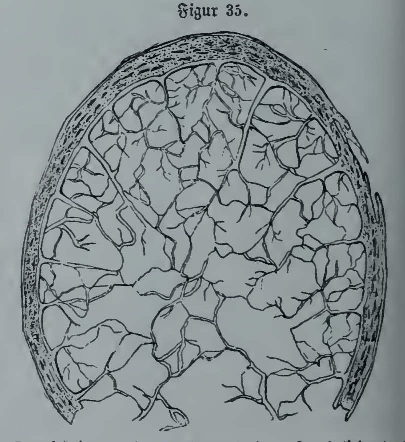
Figur 34.



Zwei Graaf'sche Follikel aus dem Eierstock des Maulwurfs nach Leydig.

Um dem Leser eine greifbare Vorstellung von der Allgemeinheit des soeben entwickelten, meines Wissens noch nie beachteten Größengesetzes zu geben, füge ich noch zwei Abbildungen bei, und zwar (Figur 34) die Ansicht eines Eierstocks mit den das centrale Ei umgebenden kleine Zellen, und in Figur 35 den Querschnitt eines Stachelhaares, auf welchem deutlich die allmälige Größenzunahme der Zellen nach der Tiefe hin zu ersehen ist.

Figur 35.



Querschnitt durch den Stachel eines Stachelschweines.

Es ist kein Zweifel, daß diese Größenverhältnisse der Zelle von dem bedeutendsten Einfluß auf die morphologischen Verhältnisse sind, und das We-

nige, was im Voranstehenden darüber gesagt wurde, weit entfernt die Sache zu erschöpfen, möge Veranlassung geben, ihr weiter nachzugehen. Wir kommen übrigens nachher noch einmal darauf zurück.

Anderweitige Unterschiede zwischen Rinde und Mark. a Morphologische

Untersuchen wir die anderen Formunterschiede zwischen Rinden- und Markzellen, so finden wir neben dem Größenunterschied insoferne Differenzen, als die Rindenzellen eine entschiedene Neigung zu erheblichen Veränderungen ihres Tiefendurchmessers haben, und zwar entweder zu bedeutender Verkürzung oder umgekehrt, zu bedeutender Verlängerung. Im ersten Falle werden sie flache Plättchen, im zweiten Falle lange Cylinder. Offenbar muß auch das im Zusammenhange mit den oben charakterisirten Ernährungsverhältnissen stehen, d. h. damit, daß die Rindenzellen Hintermänner zu ernähren haben. Dies Geschäft setzt eine lebhafte Stoffströmung in der Richtung des Radialdurchmessers voraus. Bei der Unbeweglichkeit der andern auf dem Radialdurchmesser senkrecht stehenden Axen — einmal in Folge des gegenseitigen Druckes und dann der absoluten Indifferenz der Ernährungsverhältnisse in der Richtung derselben — ist es klar, daß alle durch die Ernährungsverhältnisse bedingten Schwankungen in der Richtung nach der Tiefe sich geltend machen müssen.

Wir haben also für diese Erscheinung einen activen Grund, die Lebhaftigkeit der Stoffströmung in der Richtung nach der Tiefe neben dem Mangel einer solchen nach rechts und links, und einen passiven, die Schwierigkeit der Ausdehnung nach rechts und links neben der Leichtigkeit derselben in der Richtung nach der Oberfläche. Allein warum findet sich bald eine Verlängerung, bald eine Verkürzung dieses Durchmessers von einem Gleichgewichtszustand an auf- und abwärts? A priori läßt sich nun feststellen: Verkürzung des Durchmessers ist eine Folge herabgeminderter Thätigkeit des Stoffwechsels in dieser Richtung, Verlängerung zeigt das Gegentheil an. Damit stimmt die Verlängerung der Rindenzellen des Darmcanales (Cylinderepithel), hier ist lebhafte Stoffströmung; ferner stimmt damit

die stabförmige Streckung sehr vieler Endzellen des empfindenden Theiles vom Nervensystem (Riechzellen, die Stäbchenzellen der Sehhaut des Auges ꝛc.), denn die Nervenschwingungen sind so gut Bewegungserscheinungen als die Strömungen der Nahrungssäfte. Andererseits begreifen wir, daß Rindenzellen, die so großen Stoffverlusten durch Vertrocknung ausgesetzt sind, wie die Epidermiszellen der Luftthiere, eine Verkürzung ihres Durchmessers erfahren müssen. Allein wir haben oben gesehen, daß hier zwei Factoren thätig sind, einmal solche Einflüsse, welche ceteris paribus die Zelle im Radialdurchmesser strecken oder verkürzen, und zweitens das Vorhandensein oder Fehlen von Widerständen, welche die Größenzunahme der Zelle nach der Seite findet. Daraus geht hervor, daß, wo solche Widerstände sind, die Größe des Radialdurchmessers im geraden Verhältnisse stehen wird zu der Stärke der Strömungen in dieser Richtung. Wo aber die Zellen kein Hinderniß finden, sich seitlich auszudehnen, wo vielleicht sogar in dieser Richtung ein Zug ausgeübt wird, da kann trotz den Strömungen der Gleichgewichtszustand sich behaupten, ja sogar complet das Gegentheil von dem vorhanden sein, was aus den Ernährungsverhältnissen gefolgert werden müßte. Das Letztere ist z. B. dann der Fall, wenn die Gewebsspannung der centralen Zellpartien eine Ausdehnung der peripherischen anstrebt.

b) Physiologische Unterschiede zwischen Rinde und Mark.

Zu den morphologischen Differenzen zwischen Rinden- und Markzellen treten hauptsächlich deutlich im Thierreiche physiologische Unterschiede. Um dies zu erörtern, bedarf es einer einleitenden Bemerkung. Je weiter wir in der Detailforschung kommen, um so mehr häufen sich die Beobachtungen über Bewegungserscheinungen des Zellinhaltes, und alle diese Beobachtungen zusammenfassend, können wir jetzt schon den Ausspruch thun, daß Contractionserscheinungen von Hause aus eine charakteristische Function der Zellen, resp. des Protoplasmas, sind. Der Leser verstehe mich wohl: ich sage „von Hause aus," weil sie keine allgemeine und dauernde Erscheinung ist, sondern nur charakteristisch für die Jugendzustände der Zellen; sobald eine Meta-

morphose des Inhalts eintritt, erlöschen sie; es gehören also hieher die Contractionserscheinungen, welche man an den Embryonalzellen von Thieren der verschiedensten Abtheilungen und den sogenannten Zoosporen einer Reihe von niederen Pflanzen beobachtet hat; weiter gehören hieher die Pseudopodienbildung an den Blutzellen sehr vieler, vielleicht aller niederen Thiere, und dann die der farblosen Blutzellen der höheren Thiere, denn die letzteren sind nach Allem, was wir über sie wissen, die Jugendzustände der gefärbten Blutkörperchen, und nach den neuen Entdeckungen Stricker's fähig zu jeder beliebigen Metamorphose in Gewebszellen. Dahin gehören weiter die so zahlreich beobachteten sarkodeähnlichen Bewegungen des Protoplasma nicht nur vieler einzelligen Pflanzen der Diatomeen, Desmidiaceen 2c., dann die der Charen, Conferven, Volvocinen, Mycetozoen 2c., sondern auch die Saftcirculationen, die sich noch bei höher organisirten Pflanzen, wie es scheint, allgemein vorfinden.

Der Ausgangszustand für alles organische Leben, d. h. also für alle Zellen, ist das bewegliche Protoplasma, wie wir es heute noch in reinster functioneller Thätigkeit bei den Wurzelfüssern, Polycystinen, Mycetozoen 2c. sehen, und der Ruhezustand, in dem wir die Zellsubstanz erblicken, ist als eine spätere Entwicklungsstufe aufzufassen. Ja, wir können vielleicht, späteren Entdeckungen vorgreifend, sagen: Beweglichkeit wird überall gefunden werden, wo einer Zelle noch active Lebensthätigkeit zugesprochen werden muß, und wo sie fehlt, werden wir die Zelle geradezu als Leiche betrachten müssen.

In Bezug auf die eben besprochene Lebensenergie der Zellen gilt nun, daß die Contractionsfähigkeit in den Rindenzellen früher erlischt, als in den Markzellen. Ein absoluter Unterschied besteht natürlich hier so wenig, als bei anderen Dingen in der Natur. Wohl sind bei den höheren Thieren die Epidermis und Epithelzellen immer regungslos und die Contractionsfähigkeit ist fast ausschließlich auf die dem Mark entsprechenden Muskelzellen und gewisse Bindegewebszellen beschränkt,

aber bei den Schwämmen und den Süßwasserpolypen besitzen auch die Rindenzellen noch Contractilität, nur ist sie weit geringer, als bei den Markzellen, und man kann deshalb den Unterschied nur so bezeichnen, wie ich es soeben gethan habe. Die Contractionsfähigkeit erlischt in den Rindenzellen früher und häufiger als in den Markzellen, weil dadurch nicht ausgeschlossen ist, daß sie bei beiden erhalten bleiben kann, wie bei den Schwämmen.

Formen der Zweischichtigkeit.

Nach diesen allgemeinen Erörterungen können wir uns zur Schilderung der dritten Organisationsstufe wenden. Ich rechne zu ihr alle die Zustände mehrzelliger Geschöpfe, bei welchen die Zellen derart in zwei differente Schichten gesondert sind, daß man zwischen Rindenzellen und Markzellen unterscheiden kann. Hiebei sind natürlich mehrere Modificationen möglich und auch factisch vorhanden, zu deren Verständniß man am besten anknüpft an die Modificationen der Einschichtigkeit, wie sie in der Tabelle am Schluß des vorhergehenden Briefes dargestellt sind. Bei mehreren von diesen wurde bereits damals bemerkt, daß sie, weil keiner weiteren Entwicklung fähig, als unfruchtbare Seitenzweige bei Seite gesetzt werden müssen. Es blieben nur drei Modificationen übrig, die zur Zweischichtigkeit führen, nämlich die flächenhafte Zellschichte, dann die solide Zellkugel und die solide Zellreihe.

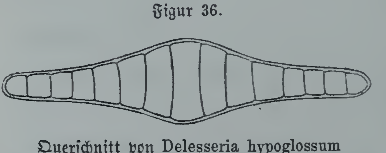
Flächenhafte Zweischichtigkeit.

Beginnen wir mit der Fortbildung der flächenhaften Einschichtigkeit.

a) Doppelrindig.

Hiebei haben wir zu unterscheiden, ob die Zellschichte, um welche es sich handelt, mit einer Fläche einem fremden Körper aufsitzt oder ob beide Flächen frei sind (wie bei den Ulvaceen). Im letzteren Fall tritt meist in einer dem Blatte entsprechenden Axe zunächst eine dicke Zunahme einzelner Zellen senkrecht zur Blattfläche (siehe Figur 36). Dann treten in den so verlängerten Axenzellen je zwei der Ernährungsfläche parallel laufende, mithin zur Aus-

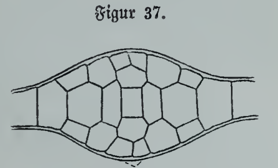
Figur 36.



Querschnitt von Delesseria hypoglossum nach Nägeli.

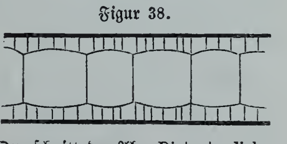
dehnungsrichtung senkrechte Scheidewände auf, so daß jede in zwei Rindenzellen und eine Markzelle zerfällt. (Durch ein Versehen des Zeichners fehlen diese Wände in den drei Mittelzellen der Figur.) Eigentlich besteht jetzt die Pflanze an dieser Stelle aus drei Schichten. Nichtsdestoweniger muß sie zweischichtig genannt werden, da zwei derselben einander gleich sind, und es sich nur um die Zahl der differenten Schichten handelt. Ja, auch dann noch sprechen wir mit Recht von Zweischichtigkeit, wenn es durch eine Widerholung der Abspaltung, wie es in Figur 37 dargestellt ist, zu einer weiteren Vermehrung der Markzellen kommt. Die letztern unterscheiden sich wohl in der Weise von einander, daß die tiefer liegenden Markzellen größer sind, als die oberflächlichen und zwar umsomehr, je tiefer sie liegen, allein diese Unterschiede sind so stufenweise, daß es uns nicht gestattet ist, von mehr als zwei Zellkategorien zu sprechen. Nur behufs feinerer Eintheilung wird man Formen, bei denen es mit der einmaligen Abtrennung zweier Rindenzellen sein Bewenden hat (wie Figur 38), unterscheiden von solchen, wo mehrere Markschichten auftreten.

Figur 37.



Querschnitt von Delesseria etwas entfernter vor der Blattspitze als Figur 36.

Figur 38.



Querschnitt der Alge Dictyota dichotoma nach Nägeli.

b) Einrindige.

Während das Charakteristische der eben geschilderten Form flächenhafter Zweischichtigkeit die Anwesenheit von zwei correspondirenden Lagen von Rindenzellen ist, gibt es eine zweite Form der flächenhaften Zweischichtigkeit, wenn die ursprünglich einfache Zellschichte so auf einem fremden Körper aufsitzt, daß nur eine Seite des Lagers mit dem umgebendenMedium in Berührung kommt. Jetzt erfolgt die Theilung parallel der ernährenden Fläche nur in zwei, aber ungleiche Hälften: in Rindenzellen, die in Berührung mit dem ernährenden Medium (Luft oder Wasser)

stehen, und Markzellen, welche beispielsweise dem Stein aufsitzen und von der Ersteren bedeckt werden.

Cylindrische Zweischichtigkeit.

Diese Modification der Zweischichtigkeit, die ich die flächenhafte mit einer Rinde nennen möchte, und die uns durch die Krustenflechten repräsentirt wird, ist eine verhältnißmäßig seltene, sie erfährt in der Regel eine Fortentwicklung in eine zweite Modification, und zwar in Folge eines sehr allgemeinen, die organische Welt beherrschenden morphogenetischen Einflusses, dem ich hier einige Worte widmen will. Sobald ein organisches Wesen seßhaft geworden ist, so tritt fast ausnahmslos ein gesteigertes Wachsthum desselben in einer zu der Haftfläche senkrechten Richtung ein.

Dieser Einfluß, den wir also ja bei den Pflanzen, Polypen ꝛc. nahezu in Alleinherrschaft finden, ist so mächtig, daß er selbst dann, wenn vor dem Sichfestsetzen bereits eine andere Wachsthumsrichtung den Organismus beherrschte, wie bei den Ascidien, Bryozoen, Cirrhipeden, diese letztere überflügelt wird, und das Thier in der zu seiner Haftfläche senkrechten Richtung stärker wächst, als in der ursprünglichen.

Ursachen derselben.

Will man diese Erscheinung auf physikalische Ursachen zurückführen, denn solche muß sie haben, da sie zu allgemein ist, um sie auf Rechnung innerer, dem Erblichkeitsgesetz unterworfener Einflüsse zu setzen, so liegt es nahe, an die Wechselwirkung zwischen dem Organismus und dem Boden, auf dem er sitzt, zu denken, also z. B. bei der Pflanze an eine Beförderung dieser Wachsthumsrichtung durch den Druck des aufsteigenden Saftstromes, allein das muß sofort bei Seite gesetzt werden, wenn man sieht, daß z. B. bei den Polypen keinerlei Stoffaustausch mit dem Stein, auf dem er sitzt, stattfindet, und von den Thalluspflanzen gilt das Gleiche. Es als Wirkung electrischer Strömungen oder Wärme aufzufassen, hat gar keinen erfahrungsmäßigen Hintergrund und wird bei der außerordentlichen Verschiedenartigkeit der Standorte, auf denen wir solche seßhafte Organismen finden, sehr unwahrscheinlich erscheinen müssen. Es bleibt also wohl nichts übrig,

als an die schon erwähnte Differenz in den Ernährungsverhältnissen zu appelliren und eine nähere Erwägung läßt dies auch sehr plausibel erscheinen.

Gewebsspannung.

Hofmeister und ihm folgend alle Botaniker haben die hier besprochene Wachsthumsrichtung auf die Erscheinungen der Gewebsspannung und die Einwirkung der Schwerkraft zurückgeführt. Es ist keine Frage, daß damit ein bedeutender Fortschritt in Erklärung der hier obwaltenden gestaltgebenden Einflüsse geschehen ist, und da, wie ich oben schon darlegte, auch der Zoologe mit der Gewebsspannung, und wie später gezeigt werden soll, auch der Schwerkraft zu rechnen hat, so ist der Fortschritt auch für ihn ein wesentlicher, (wie überhaupt die Morphologie der Thiere von der der Pflanzen sehr viel lernen kann.) Dennoch können wir uns dabei nicht zufrieden geben.

Aufrichtung niedergelegter Pflanzen.

Die Thatsachen, von der die genannten Botaniker ausgehen, ist die, daß ein niedergelegter Pflanzenstengel mittelst einer bogenförmigen Krümmung an irgend einer Stelle sich wieder aufrichtet. Die Erklärung ist folgende: Das Mark (d. h. die innersten Schichten) haben eine stärkere Spannung als die äußeren (die Rinde), d. h. das erstere strebt sich stärker zu verlängern, als die letztere. So lange nun der Widerstand, den die Rinde dem Drängen des Marks leistet, ringsum gleich wirksam ist, steht der Stengel steif gerade. Sobald aber der Widerstand der Rinde an einer Stelle des Umfangs schwächer wird, als an der gegenüberliegenden Seite, so krümmt sich der Stengel, und zwar so, daß er an der geschwächten Seite convex, an der entgegengesetzten concav wird. Legt man nun einen Stengel nieder, so findet die Schwächung an der dem Boden zugewendeten Seite statt und die Folge ist eine solche Krümmung, daß der Stengel sich aufrichtet. Daß die Schwächung der Widerstandskraft der Rinde an der untern Seite mit den Wirkungen der Schwerkraft zusammenhängt, darüber kann kaum ein Zweifel bestehen, ich möchte sogar die Gründe, welche die Botaniker dafür angeben, noch durch Einiges aus der Thierkunde verstärken. Bekanntlich gibt es nur im Wasser festsitzende

Thiere und diese zeigen die Erscheinung der Aufrichtung parallel dem Erdradius sehr häufig nicht, sondern wachsen eben senkrecht zur Haftfläche, also wenn diese senkrecht steht, so wachsen sie wagrecht. Dies gilt z. B. von den Hydroidpolypen, den Ascidien ꝛc. Der Grund kann nur der sein, daß hier die Wirkung der Schwere aufgehoben ist, weil thierische Substanz und Wasser fast gleiches spezifisches Gewicht besitzen, mithin die Gewebsspannung allein in Betracht kommt und deren Wirkung wird immer die sein, daß das Thier senkrecht zur Haftfläche sich stellt.

Soweit ist die Sache klar, allein daneben tritt jetzt die zweite Frage: warum ist so übereinstimmend im Thier- und Pflanzenreich das Wachsthum in der zur Haftfläche senkrechten Richtung stärker, als in den übrigen Richtungen des Raumes; mit andern Worten: warum wachsen sie stärker in die Länge als in die Dicke?

Ursache des Spitzenwachsthums.

Die nächste Antwort ist natürlich: weil die Gipfelzellen sich rascher theilen, als die näher der Basis liegenden, und die Beobachtungen der Botaniker gestatten noch hinzuzufügen: weil beim sogenannten interstitiellen Wachsthum noch eine Streckung der Zellen stattfindet (bei den Markzellen eine active, bei den Rindenzellen eine passive). Das letztere hat mit Nothwendigkeit eine Entfernung des Gipfelpunctes von der Haftfläche zur Folge. Unsere Untersuchung muß also dahin gehen: Was ist die Ursache des so allgemeinen Spitzenwachsthums?

Bei oberflächlicher Betrachtung könnte man an den Einfluß des Lichtes denken, da die Gipfel der oberirdischen Pflanzentheile sich entschieden dem Lichte zuwenden; allein bei den im Dunkeln wachsenden Wurzeln und Thierembryonen kann von einem Einflusse des Lichtes nicht die Rede sein und doch zeigen sie das Spitzenwachsthum in gleicher Weise; ja, bei dem Keimen der Haare und Hautdrüsen der Säugethiere, die ein ausgesprochenes Spitzenwachsthum zeigen, erfolgt es geradezu in einer dem Licht entgegengesetzten Richtung. Endlich ist selbst die Gipfelzelle einer Pflanzenknospe durch die Blattanlagen voll-

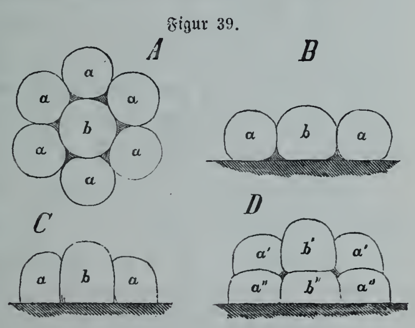
kommen gegen das Licht geschützt. An die Schwerkraft kann nicht gedacht werden, da der Spitzenwachsthum nach allen Richtungen des Raumes erfolgt, an Gewebsspannung nicht, da dieselbe, wie sich an den Pflanzenwurzeln zeigen läßt, gerade am Gipfel noch fehlt — wohl einfach deshalb, weil hier noch keine genügend festen, der Spannung fähigen Zellhäute vorhanden sind.

Ernährungsverhältnisse der Gipfelzellen.

Scheinbar löst sich die Frage in zwei auf: 1. Warum verlieren die unterhalb der Spitze liegenden Zellen ihre Theilungsfähigkeit? 2. Warum dauert die Zellproduction in der Spitze fort? Allein doch ist es nur die Eine: was ist der Unterschied in den Existenzbedingungen von Gipfel- und Seitenzellen, welche dieses differente Verhalten bedingt. Ehe das allein entscheidende Experiment und directe Beobachtung gesprochen, möchte ich mich mit folgenden theoretischen Erwägungen der Sache zu nähern suchen.

Setzen wir den denkbar einfachsten Fall: es liegen 7 Zellen auf einer Haftfläche so beisammen, wie Fig. 39 A von oben und B im Querdurchschnitt es zeigen. Es ist klar, daß in Bezug auf das Verhalten zur ernährenden Außenwelt folgende Differenzen zwischen der Mittelzelle b) und den Seitenzellen a) bestehen; die erstere stößt an die Außenwelt nur mit

Figur 39.



ihrer Gipfelfläche, die letzteren nicht nur mit diesen, sondern auch mit ihren Seitenflächen. Nun ist Thatsache, daß die Berührung einer Zelle mit dem äußeren Medium in längerer oder kürzerer Frist entweder eine Erhärtung (Verhornung), oder die Abscheidung einer festen Hülle hervorruft, während der gleiche Proceß da, wo zwei Zellen an einander stoßen, entweder nicht oder doch später erfolgt und daß im letztern Fall der nach außen grenzende Theil der Zellwand dicker, fester und

unnachgiebiger ist als die übrigen Theile, mit denen sich die Zellen berühren. Die nothwendige Consequenz ist, daß die Zellen a) früher ihre Dehnsamkeit einbüßen als die Zelle b).

Die zweite Folge des differenten Verhaltens zur Ernährungsfläche erhellt aus dem früher entwickelten Gesetz von der Zellgröße. Die Mittelzelle b verhält sich zu den Randzellen a wie die central gelegene Markzelle zu den peripherischen Rindenzellen, hat somit ein energischeres Vergrößerungsstreben. Diesem kann sie, da die Randzellen Widerstand leisten, nur in einer zur Haftfläche senkrechten Richtung folgen; der Längsschnitt des Zellhäufchens muß sich nun gestalten, wie Figur 39 C. Tritt jetzt in allen Zellen eine Theilung ein, wie es D darstellt, so sitzt die Gipfelzelle b^1 auf einer Markzelle b^2 auf, die nach dem Zellgrößegesetz sich weit entschiedener strecken wird, als sämmtliche Randzellen. Durch diesen Hinterdruck wird die Gipfelzelle gehoben, und da sich ihr Verhältniß zu den ihr anliegenden Randzellen nicht ändert, so hat sie in ihrem eigenen Ausdehnungsstreben einen zweiten Impuls, der sich gleichfalls nur in der senkrechten Richtung zur Haftfläche äußern kann. Billig darf es dem Leser überlassen bleiben, sich die fortschreitende Wiederholung dieses Processes selbst zu denken.

Schwerkraft.

Im vorliegenden Fall haben wir uns die Spitze nach aufwärts gerichtet gedacht, und es ist klar, daß hier das Spitzenwachsthum nur dann möglich ist, wenn die Gipfelzelle verhindert ist, ihrer Eigenschwere zu folgen. Dieses Hinderniß ist die Spannung der Zellen a und diese somit ein wichtiges Moment, bei dessen Fehlen — und das ist im Thierreich der gewöhnlichere Fall — ein Spitzenwachsthum unterbleibt, zwei Fälle ausgenommen. Der eine Fall ist der, wenn in der Axe rasch eine Verhärtung der Zellen oder sonstige Spannung eintritt, welche dem Zurücksinken der Gipfelzelle entgegenwirkt. Das ist z. B. bei der Skeletbildung so. Der andere Fall ist der: die weiche Spitze kippt über, oder sie ist vom Hause aus nach abwärts gerichtet, in diesem Fall wirkt die Schwerkraft statt

hemmend begünstigend auf das Spitzenwachsthum. Das ist z. B. bei den nach abwärts wachsenden Wurzeln der Pflanzen, sowie bei den stets nach abwärts wachsenden Edelkorallen und ihren Verwandten der Fall. Die Schwerkraft wirkt also bald hemmend, bald begünstigend auf das Spitzenwachsthum ein und der Grad ihrer Wirkung ist wieder abhängig von dem Festigkeitszustand der Zellen. Allein weder die Schwerkraft, noch die Gewebsspannung gibt den ersten Anstoß zum Gipfelwachsthum, sondern die senkrecht zur Stoffzufuhr erfolgende Zelltheilung und die dem Zellgrößegesetz zu Grunde liegenden Ernährungsbedingungen. Noch muß übrigens ein Umstand besprochen werden.

Knospengipfelzelle.

Mit unserem Satz von dem Einfluß des umgebenden Mediums auf die an dasselbe angrenzenden Zellen wäre es unvereinbar, daß die Gipfelzelle allein das Recht hätte, sich diesem — in letzter Instanz erhärtenden, ertödtenden Einfluß zu entziehen. Allein das ist auch nicht der Fall. Die Gipfelzelle einer Knospe ist vor diesem Einfluß geschützt durch die sie deckenden Blattanlagen, und wenn dieser Schutz auch kein absoluter ist, so hat man zu erwägen, daß der doppelte Druck, unter dem sie steht, jede auf ihrem Scheitel sich bildende Zellhaut so stark dehnt, daß sie nie die Festigkeit erlangen kann, die dazu gehört, jenem Druck Halt zu gebieten, d. h. zu irgend einer Zeit kommt es allerdings dazu, allein dann ist eben das Längenwachsthum abgeschlossen und so dafür gesorgt, daß die Bäume nicht in den Himmel wachsen.

Wurzelhaube.

Einen andern Fall bieten uns die Wurzeln dar, deren Spitze ist unbedeckt und so ist die Gipfelzelle dem gleichen Einfluß unterworfen wie die Seitenzellen: sie erhält eine erhärtende Membran und verliert damit ihre Vermehrungsfähigkeit. Allein die unmittelbar hinter ihr liegende, von ihr bedeckte und somit gegen den Einfluß der Außenwelt geschützte Zelle, also in der Figur 39 die Zelle b^2, übernimmt jetzt, da sie unter dem gleichen doppelten Druck steht, ihr Amt und functionirt als Gipfelzelle, während ihre Vorgängerin nur passiv geschoben mit andern das darstellt, was die Botaniker die Wurzelhaube

nennen. Diese besteht, wie Figur 40 zeigt, aus einer Vielzahl von Zellen, da ein Theil der Seitenzellen mitgeschoben wird. Es liegt also jetzt der Wachsthumsmittelpunkt zwar immer noch an der Spitze, allein nicht mehr in der oberflächlichsten Zelllage, sondern ganz entsprechend dem Satz von der Abhängigkeit der Zellen von dem äußeren Medium (mit andern Worten, dem Gesetz der concentrischen Schichtung) in der Tiefe.

Figur 40

a

Längsschnitt der Wurzelspitze von Isoëtes lacustris nach Hofmeister. Die schraffirten Zellen bilden die Wurzelhaube, a ist die Gipfelzelle.

Daß beim Spitzenwachsthum des Thierkörpers nichts der Wurzelhaube Aehnliches vorkommt, liegt nicht nur in der größeren Dehnbarkeit der Zellen, sondern auch wesentlich darin, daß der Thierkörper seine oberflächlichen Zelllagen oder Chitinhäute stets ganz abstößt. Uebrigens bedürfen diese Erscheinungen im Thierleibe noch einer sehr sorgfältigen Untersuchung, da man bisher so gut wie gar nicht darauf achtete.

Recapitulation.

Das Endresultat vorstehender Auseinandersetzung ist somit: das Spitzenwachsthum ist nicht eine Folge der differenten Gewebsspannung, sondern beide Erscheinungen sind die Folge jener Einwirkung der äußern Medien auf das organische Gewebe, welche das gesteigerte Wachsthum der tieferliegenden Zellen im Vergleich zu den oberflächlichen und die Richtung der Zelltheilung bedingt. Also Spitzenwachsthum, Gewebespannung, Zellgrößengesetz und concentrische Schichtung finden alle ihre Erklärung in dem Satz: die Zelle dehnt sich in der Richtung der Nahrungszufuhr und bei der senkrecht darauf erfolgenden Theilung in zwei Zellen nimmt die hinten liegende eine bedeutendere Größe an.

Cylindrische Zweischichtigkeit.

Kehren wir zu der in Rede stehenden Organisationsstufe, der cylindrischen Zweischichtigkeit zurück, um ihr Vorkommen im organischen Reiche näher zu besehen, so sind es wieder die niederen Pflanzen, die Thallophyten, welche sie uns als Entwicklungsziel vorführen, und zwar in mancherlei Mo-

dificationen. Die einfachste derselben ist die in Figur 41 dargestellte, bei welcher nur eine einzige centrale Markzelle gebildet wird. Eine complicirtere entsteht, wenn sich die, die Gipfelzelle umgebenden Seitenzellen noch einmal in einer zur Außenfläche parallelen Richtung theilen, dann erhält man einen Querschnitt, auf welchem die centrale Markzelle noch von einem Ring Markzellen zweiter Ordnung umgeben ist. Ja, es können durch Wiederholung dieses Vorganges weitere Markzellenlagen entstehen und somit die gleichen Unterschiede sich ausbilden, wie bei der doppelrindigen Zweischichtigkeit, nämlich Formen mit einer und solche mit mehreren Markschichten. Es wären hier noch mancherlei weitere Modificationen, namentlich durch Individuenstockbildung anzuführen, allein da sie ohne Interesse für die Fortentwicklung der Organisationshöhe sind, so kann ihre Erörterung billig wegbleiben.

Figur 41.



Querschnitt durch Polisiphonia fastigiata nach Kützing.

Fortentwicklung der soliden Zellreihe.

Nun erübrigen zur Verfolgung noch zwei Modificationen der Einschichtigkeit, die solide Zellreihe und die solide Zellkugel. Die erste dieser Formen (siehe deren Querschnitt Fig. 25, b) wird zweischichtig durch Abspaltung je einer Markzelle. Auf den ersten Blick scheint es, als käme man so zum gleichen Resultat wie bei der cylindrischen Zweischichtigkeit (Fig. 41), allein dem ist nicht so: bei der letzteren findet sich immer eine Centralzelle, bei der ersteren nicht. Vorgeführt wird die genannte Modification von den Stilophoreen (einer Algenfamilie).

Fortentwicklung der soliden Zellkugel.

Die Kugelform der Einschichtigkeit verdient eine besondere Beachtung, weil sie allein zu höherer Organisationsstufe vordringt. Ihr Zustandekommen dankt sie mehrfachen Vorgängen: der einfachste ist, wenn an einer Zellkugel (etwa wie Fig. 21) durch eine der Ernährungsfläche parallel gehende Theilungsebene jede Zelle in eine Rinden- und Markzelle gespalten wird. Diesen Vorgang beobachtete Gegenbaur bei den Eiern der Sagitta.

Keimhautbildung der Mollusken.

Ein zweiter Weg geht von dem in Fig. 14 dargestellten Zustand der Zellenkugel aus: einige der Zellen, und zwar sind dies, wie es scheint, immer die oberen specifisch leichteren und

kleineren, vermehren sich stärker als ihre Nachbarn Sind sie nun alle in eine unnachgiebige Hülle (Eihaut) eingeschlossen und besitzen sie in Folge Fehlens der Zellhautbildung, die Fähigkeit, sich an einander zu verschieben, so umwachsen die kleineren oberen Zellen ihre unteren schwerfälligen Cameraden, eine vollkommene Hülle um sie bildend. Das ist eine sehr gewöhnliche Entwicklungsstufe bei Mollusken-Eiern.

Keimhautbildung bei Articulaten.

Kaum anfügbar an die Modificationen der Einschichtigkeit ist der Vorgang der Keimhautbildung bei den Gliederfüßlern. Das Keimbläschen der Eizelle vollbringt seine Theilungsvorgänge, ohne daß das Protoplasma der Zelle sich daran betheiligte. Das Product ist also zunächst eine vielkernige Zelle. In dem Protoplasma derselben hat sich mittlerweile ein Act der concentrischen Differenzirung vollzogen: nämlich eine Sonderung in eine oberflächliche körnchen- und farbstoffarme und eine an beiden reichere, mithin undurchsichtigere centrale Lage. Nun tauchen die Kerne aus der centralen in die oberflächliche Lage und diese zerklüftet dann derart, daß sich um jeden Kern ein Klümpchen ballt und mit ihm eine Zelle formirt. Jetzt liegt eine einfache Schichte von Keimhautzellen um eine centrale Protoplasmamasse (siehe Fig. 42). Ein solches Gebilde muß, wenn man irgendwie consequent sein will, zweischichtig genannt werden, obwohl das im Centrum liegt, den Namen Zelle nicht verdient, und wie wir später sehen werden, in eigener Weise zur Fortentwicklung verwendet wird.

Figur 42.



Ein Trug-Ei der Rosenblattlaus nach Beendigung der Keimhautbildung nach Mecznikow.

Entwicklung im Mutterkörper.

Eingehende Erörterung verdient eine andere Entstehungsgeschichte der kugligen Zweischichtigkeit, weil sie einen entscheidenden Wendepunct in der historischen Entwicklung der höheren Pflanzen bildet und auch bei dem Thierreich ein wesentliches Moment ist. Im bisherigen haben wir gesehen, wie äußerst wichtig für das Schicksal eines mehrzelligen Ganzen dessen Verhältniß zur Außenwelt ist. Das läßt die Erwartung hegen, daß die Entwicklungsvorgänge andere sein

werden, je nachdem die erste Zelle, durch deren Theilung der Zellhaufen entsteht, dies Geschäft abwickelt umringt von den äußeren Medien oder eingeschlossen in einer schon bestehenden mütterlichen Zellgemeinde. Sehen wir zunächst von den Thieren ab, so finden wir in der That, daß gerade dieser Umstand eine ziemlich scharfe Grenzlinie zieht zwischen den sogenannten niederen und höheren Pflanzen. Bei den letzteren entsteht der Embryo im Innern eines mütterlichen Organismus (denn auch der Vorkeim der Moose, Farren und Schachtelhalme wird diesen Namen verdienen), während bei den Thallophyten der Embryo frei sich entwickelt. Daß hier wirklich die Grenzscheide zwischen höheren und niederen Pflanzen liegt, zeigen gerade die Moose und Gefäßkryptogamen. Ihr Prothallium entwickelt sich bekanntlich aus einer freien Spore ebenso wie ein Thallophyt und stimmt deshalb auch im Bau mit einem Thallus überein, allein so wie nun innerhalb des Vorkeims der Embryo sich entwickelt, so ist damit der Grund zu der höheren Organisationsstufe gelegt, welche dies erreicht.

Halten wir an diesem Sachverhalt fest, so müssen wir in eine doppelte Erörterung eintreten:

Erstens: was ist die Ursache derjenigen Emancipation, welche zur Bildung eines Embryos innerhalb des Vorkeims führt, d. h. was ist die Ursache des Metagenese? und zweitens: was ist die Folge solch innerer Entwicklung für die künftige Gestalt?

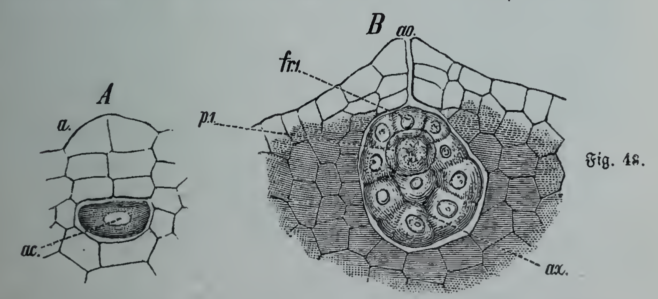


Fig. 48.

Vorkeim von Isoëtes lacustris mit dem Embryo nach Hofmeister. A vor der Befruchtung, a c Eizelle. B nach der Befruchtung, a o Befruchtungscanal.

Constatiren wir zuerst mit Hilfe der oben stehenden Fig. 43 den Sachverhalt. Inmitten des Vorkeimes (Prothallium)

Entwicklung der Gefäßkryptogamen.

erlangt mit einem Male eine Zelle (A, ac) eine bedeutendere Größe als ihre Nachbarn und documentirt ihre Unabhängigkeit dadurch, daß sie, wie es B zeigt, zu einem Staat im Staate, zu einem vielzelligen Embryo heranwächst. Zunächst wird man als Ursache dieser Emancipation an die Befruchtung denken. Allerdings liegt eine solche vor: durch den in B dargestellten Canal, dessen beginnende Bildung schon an A zu sehen ist, sind Samenfäden eingetreten. Allein schon vor diesem Befruchtungsact hat die Emancipation der Zelle ac begonnen, wie aus A, wo der Canal noch nicht gebildet ist, entnommen werden kann. Es muß also ein in seiner Wirkung dem Befruchtungsact ähnlicher Einfluß die Zelle ac getroffen haben.

Vierlingsfrüchte der Algen.

Sobald die Frage so gestellt ist, so müssen eine ganze Reihe anderer Erscheinungen zur Lösung derselben herangezogen werden, z. B. gehört dahin die Bildung der sogenannten Tetrasporen im Thallus der Florideen, wie sie Fig. 44 zeigt. Auch hier ist von einer Befruchtung nicht die Rede; es hat sich aber eine Zelle von den übrigen losgesagt, sich vergrößert und in vier Stücke getheilt. Ganz derselbe Act ist die Bildung der Pollen in den Staubfäden der Phanerogamen. Wieder vergrößert sich eine Zelle unabhängig von ihren Nachbarn und theilt sich in vier neue. Zuletzt gehört dazu die Ei- und Sporenbildung überhaupt; immer ist sie eine mit Größenzunahme beginnende Emancipation von dem übrigen Zellcomplexe und später folgt der Größenzunahme eine Theilung.

Figur 44.

Carpocaulon mediterraneum mit Vierlingsfrüchten (Tetrasporen) nach Kützing.

Ursachen der Zellemancipation.

Zur Lösung solcher Fragen gibt es zweierlei Wege; der eine ist directe Beobachtung mit oder ohne Experiment, der andere: Combination des bisher Beobachteten. Entscheidend ist immer der erste Weg, allein häufig thut man gut, zuvor den

zweiten einzuschlagen, weil sich so die Ziele der Detailuntersuchung genauer feststellen lassen.

Vergleichung derselben mit geschlechtlicher Befruchtung.

Obwohl wir die geschlechtliche Befruchtung oben ausgeschlossen haben, so ist doch zuerst eine Vergleichung des erwähnten Vorganges mit dem, was die erste bewirkt, vorzunehmen und zu constatiren, daß in beiden Fällen der Erfolg ein gesteigertes Wachsthum mit nachfolgender Zellvermehrung ist. Wir können also die gesuchte Ursache zuerst ganz allgemein einen Wachsthumsreiz nennen, der eine einzige bestimmte Zelle getroffen hat. Bei der geschlechtlichen Befruchtung ist dieser Wachsthumsreiz ein in die Zelle eingedrungenes stoffliches Gebilde. Gibt es nun Andeutungen, daß auch anderweitige Vermengungen lebenden Zellstoffes ähnliche Wirkungen hervorgebracht? Im sechsten Briefe habe ich Fälle angeführt, wo die Eibildung durch einen Mengungsact erfolgt, dem ich den Namen „Selbstbefruchtung" beizulegen vorschlug. Man müßte eine sehr mangelhafte Vorstellung von der Mannigfaltigkeit der Befruchtungsvorgänge haben, wollte man sich nur an diese noch so spärlichen Beobachtungen halten, und eben einfach eine Erkenntnißlücke vorschützen. Ich glaube, zuerst im vorliegenden Falle werden wir gut thun, an dem Begriffe Selbstbefruchtung festzuhalten. In dem citirten Briefe habe ich gesagt: das Wesentliche des Befruchtungsactes scheine die mechanische Durchmengung zweier verschiedener Eiweißstoffe (oder Eiweißgemenge) zu sein, indem hiedurch jene chemischen Gegensätze gemehrt werden, auf welchen die electrischen Spannungen beruhen. Von dieser Anschauung aus gewinnen die Beobachtungen der Botaniker, besonders Hofmeister's, über das der Zelltheilung vorausgehende Verschwinden des primären Zellkerns eine ganz eigene Bedeutung. Derselbe sagt in seinem Handbuch der physiologischen Botanik I, Pag. 80:

Hofmeister über Zelltheilung.

„Nach den mitgetheilten Thatsachen läßt die Bildung des Zellkernes sich auffassen als die Trennung der eiweißreichsten Theile der Protoplasma von dessen übriger Substanz; und als das Zusammentreten dieser Theile im Innern des Protoplasma zu neuen kugligen Ballen oder Tropfen. Die Bildung neuer

Zellenkerne geschieht in allen Fällen vegetativer Zellvermehrung und auch in einigen reproduktiven erst nach Auflösung des primären Kernes der Mutterzelle. Seine Auflösung zu einer den Mittelraum der Zelle erfüllenden Flüssigkeit läßt sich mit größter Sicherheit in der Entwicklungsgeschichte des Pollens einiger Phanerogamen und der Sporen einiger Gefäßkryptogamen nachweisen, bei denen die Substanz der Zellenkerne sehr leicht gerinnt." Nachdem er eine Reihe anderer Fälle angeführt, fährt er fort: „Nirgends kann mit Sicherheit ermittelt werden, daß ein Zellenkern durch Abschnürung oder Zerklüftung sich theile." „Die Feststellung dieser Thatsache ist von Wichtigkeit insofern, als aus ihr hervorgeht, daß den Zellkernen die Fähigkeit individueller Fortpflanzung überhaupt nicht zukommt."

Zugefügt sei, daß auch bei den thierischen Zellen, namentlich den Eizellen viele Forscher mit Bestimmtheit von einem der Theilung vorausgehenden Verschwinden des Kerns (Keimbläschen) reden.

Rolle des Zellkerns.

Wem sollte hiebei nicht einfallen, welche Rolle der Zellkern bei der Bildung der Samenfäden spielt, und zwar nicht blos bei höheren Thieren, sondern bei den einzelligen Infusorien, so daß manche Forscher den Kern geradezu den Hoden nennen? Ist es angesichts dieses Umstandes allzugewagt, auch hier den Begriff der Selbstbefruchtung festzuhalten, allerdings einer solchen des höchsten Grades?

Ich spreche nicht davon, wie sehr wir uns dadurch die im sechsten Briefe gegebene Anschauung vom Wesen des Lebens festigen, sondern hebe nur den formellen Werth für die einheitliche Verständniß der Zelltheilungen vorgängig hervor.

Ursache der Zelltheilung.

Wir können jetzt sagen: alle Zelltheilung beruht auf einem befruchtungsähnlichen Akte. Dieser kann bestehen in einer Selbstbefruchtung ersten Grades, d. h. der Befruchtung einer Zelle durch ihren eigenen Kern (hieher die meisten Fälle von vegetativer Zellenvermehrung, Sporenbildung, Eibildung) oder einer Selbstbefruchtung

zweiten Grades, wobei eine Zelle befruchtet wird durch eine andere Zelle des gleichen Zellgemeinwesens (hieher die Eibildung der Aphiden und Crustaceen, Fälle, die sicher eine Vermehrung erfahren werden), endlich die geschlechtliche Befruchtung, wobei eine Zelle befruchtet wird durch die eines andern Zellgemeinwesens (hieher gehört geschlechtliche Befruchtung und Conjugation). Das weitere gemeinschaftliche aller dieser Prozesse wäre die Rolle, die der Zellenkern dabei spielt: er repräsentirt dasjenige Element bei diesen Befruchtungsprozessen, welche wir unbedenklich das männliche nennen können.

Lebensgeschichte der Zelle.

Jetzt erscheint auch die Zellbildung überhaupt in einem neuen Lichte: In dem Protoplasma einer Cytode sind beiderlei Substanzen, die bei dieser Befruchtung eine Rolle spielen, innig mit einander gemengt und sie so im Zustande höchster Lebensenergie (größte Contractität z. B.). Wenn nach dem Gesetz der concentrischen Schichtung die Kernsubstanz (für die wir auch den Ausdruck Spermatische Substanz wählen könnten) sich aus der andern ins Centrum zurückzieht, um den Kern zu bilden, so erfährt damit die Lebensenergie des Ganzen eine gewisse Schwächung: die Contractions-Fähigkeit nimmt ab, und ebenso die Energie des Wachsthums; allein so lange der Kern überhaupt noch existirt, ist auch die Möglichkeit eines Erwachens zu neuer Activität gegeben, wenn nämlich die Kernsubstanz neuerdings nach einem Akt der Verflüssigung in das Zellprotoplasma befruchtend eindringt. Geht dagegen der Kern zu Grunde, so ist auch der active Lebenslauf der Zelle geschlossen, es sei denn, daß neue Kernsubstanz in sie eindringt.

Resumé.

So formulirt sich die Antwort auf unsere Frage nach der Ursache nach der Zellemancipation folgendermaßen: Sie ist bedingt durch Befruchtungsacte, und zwar wird sie eingeleitet durch eine Selbstbefruchtung, der eine geschlechtliche Befruchtung folgen kann oder nicht.

Freilich können wir jetzt weiter fragen: Was ist die Ursache der Kernauflösung, auf der die Selbstbefruchtung beruht? Welches ist der Einfluß, der nur diese Eine Zelle

trifft und die andern nicht, die doch, so weit sich überblicken läßt, unter denselben Existenzbedingungen sich befinden? Darauf bleibe ich dem Leser die Antwort schuldig: die Geheimnisse der Natur können nicht im Sturm erobert werden, wo immer wir die Investigatio causarum methodisch betreiben, stoßen wir auf eine unserer jetzigen Wahrnehmung sich entziehenden Ursache und jedesmal sind wir gezwungen, uns mit einem theilweisen Resultat zufrieden zu geben. Dieses theilweise Resultat scheint mir aber nicht ganz werthlos zu sein; es hat uns gezeigt, daß wo immer eine epochemachende Steigerung der Energie der Lebenserscheinungen eintritt, sie durch einen Mengungsact zweier differenten Substanzen eingeleitet wird, und damit beschließe ich die erste rückläufige Erörterung.

Morphologische Wirkung innerlicher Entwicklung.

Die zweite Frage lautete: welchen Einfluß hat die Entwicklung eines Zellhaufens im Innern eines mütterlichen Zellcomplexes auf die morphologische Beschaffenheit des ersteren, die Antwort ist einfach die: es entsteht eine Zellkugel und zwar aus zweierlei Ursachen:

Raumbehinderung.

Die erste ist die Raumbehinderung: Mag die Zelltheilung erfolgen, in welcher Richtung sie will, der auf den Haufen ausgeübte allseitige Druck wird ihm stets die Kugelform aufnöthigen. — Allein auch nicht unter allen Umständen. Dies führt auf die zweite Ursache:

Gewebsspannung.

Die Gewebsspannung, welche sich in den älteren Zellen nach Bildung einer elastischen Zellhaut einstellt, ist nach früher Gesagtem eine der Hauptursachen für das Auftreten einer einseitigen Wachsthumsrichtung (Spitzenwachsthum). Wenn wir nun wissen, daß die Bildung elastischer gespannter Zellhäute am raschesten eintritt, wenn eine Zelle in direkte Berührung mit den umgebenden Medien steht, und um so energischer, je verschiedenartiger diese Medien von der Zellsubstanz selbst sind, so ist es einleuchtend, daß bei innerlicher Entwicklung die Erscheinungen der Gewebsspannung mit ihren morphologischen Consequenzen später eintreten werden, als bei freier Entwicklung. Und nicht nur das: da die Zellhäute zugleich ein Hin-

derniß für die Verschiebungsfähigkeit der Zellen sind, so ist ihr verspätetes Auftreten ein weiterer Grund, warum der neu entstehende Zellhaufen die Form der Zellkugel annimmt: die Raumbehinderung durch den mütterlichen Organismus kann zur vollen Geltung kommen.

Entwicklung der Thiere.

Jetzt ist es angezeigt, auch einen Blick auf die Thiere zu werfen. Innerliche Entwicklung des Embryo ist bei ihnen keine so allgemeine Erscheinung, wie bei den höhern Pflanzen, und doch sehen wir immer einen kugligen Embryo, d. h. der morphologische Ausgangspunkt ihrer Entwicklung ist immer ein Zellhaufen. Hier kommt ein anderer Umstand in Betracht, daß nämlich das Protoplasma des Thieres lange nicht die Neigung zur Bildung starrer Zellhäute hat, wie das der Pflanzen. Die Embryonalzellen behalten sehr lange die Fähigkeit, äußerem Drucke sich zu fügen und es genügt schon die Raumbehinderung, welche durch die Eihäute ausgeübt wird, um sie in die Zwangslage der Zellkugel zu bringen, welches auch die ursprüngliche Theilungsrichtung sein möge. Bei den Thieren nehmen mithin die ersten Entwicklungsstadien auch der vor Beginn der Entwicklung gelegten Eier eben so die Form einer Zellkugel an, wie die im Vorkeim oder Albumen sich entwickelnden Embryonen der höheren Pflanzen.

Was ist nun die Folge der innerlichen Entwicklung für das Eintreten der Zweischichtigkeit? Sie wird später erfolgen, weil die Differenz zwischen der äußersten Lage der Embryonalzellen und den umgebenden Medien eine geringere ist. Die Zellen werden länger ihre gleichartige Beschaffenheit bewahren; dies kann nicht ohne Einfluß bleiben auf die Erreichung einer höheren Organisationsstufe, doch davon wollen wir in dem nächsten Briefe reden.

Wachsthumsrichtungen

Allein von einem andern höchst wichtigen Umstand für die Morphologie soll jetzt schon die Rede sein. Entwickelt sich ein Organismus auf einer fremden Haftfläche, wie es bei den Thallophyten der Fall ist, so wird die Wachsthumsrichtung mit Nothwendigkeit eine einseitige und zwar senkrecht von der

14 *

Haftfläche sich entfernend. Entwickelt sich aber ein Embryo innerhalb eines mütterlichen Organismus, der ihm nach allen Richtungen hin gleichviel, oder wenn man will gleich wenig Widerstand entgegensetzt, dann liegt die Möglichkeit vor, daß beim Eintreten der Gewebsspannung sich mehrere Wachsthumsrichtungen werden geltend machen. Betrachtet man, wie der Embryo einer Gefäßkryptogame sich innerhalb des Vorkeims entwickelt, so erkennt man zunächst die Ausbildung einer Axenrichtung, welche senkrecht zu der Oberfläche des Vorkeims steht, ganz entsprechend dem Umstand, daß die ernährende Oberfläche die Wachsthumsrichtung bestimmt. Auch die Unterschiede der Zellen harmoniren ganz mit dem früher Gesagten: die, welche der ernährenden Oberfläche am nächsten liegen, sind kleiner, die entfernteren größer. Während nun die ersteren rascher sich vermehren als die letzteren, und zugleich in den letzteren die Erscheinungen der Gewebsspannung eintreten, kommt es zu einer Gleichgewichtsstörung in dem rasch wachsenden Theil der Axe, und so werden bald mehrere Zellen in die Situation gebracht, wo sie die Anführer eines Gipfelwachsthums werden. Fig. 45 stellt den Embryo einer Farrenpflanze in diesem Stadium dar. Oben auf der rechten Seite ist noch ein Stück des Vorkeims abgebildet, in welchem das eine Axenende des Embryos steckt. Die abwärts gerichtete Axe hat sich entfaltet und getheilt: links wächst der erste Wedel in bogiger Krümmung in die Höhe, rechts die erste Wurzel mit ihrer Wurzelhaube.

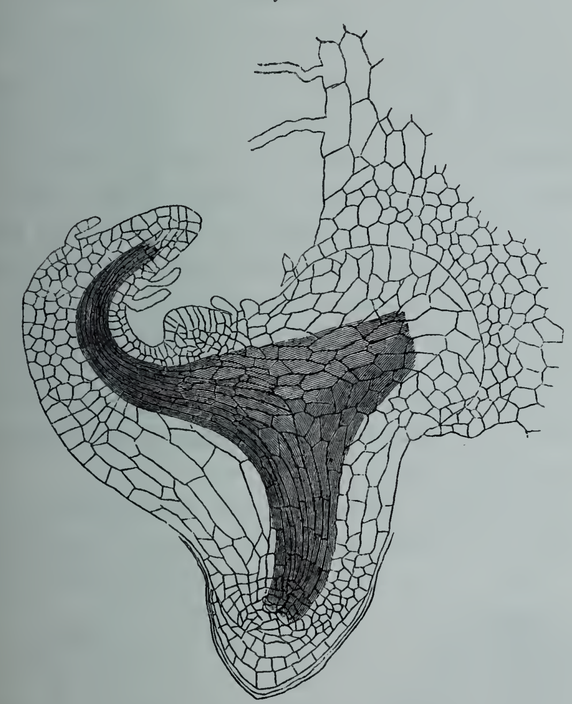
Wurzel und Stamm.

Es erhebt sich jetzt die Frage: warum wächst der eine dieser Auswüchse als Wurzel abwärts, der andere als Wedel in die Höhe. Hierauf kann nur gesagt werden: die Wurzel folgt dem Zuge der Schwerkraft wegen der teigig weichen Beschaffenheit ihrer jüngsten Zellen, und sind einmal die Spitzen derselben in die Erde eingesunken, so stößt die später auftretende Gewebsspannung, welche bestrebt ist, die Wurzel in einer zur Haftfläche senkrechten Richtung zu bringen, auf den Widerstand des umgebenden Bodens. Bei den Wedeln treten dagegen die Wirkungen der Gewebsspannung früher ein, und die Schwer-

kraft wirkt dann hier genau so, wie in dem früher beschriebenen Experiment mit dem niedergelegten Pflanzenstengel (siehe pag. 189).

Welches die Ursache des verschiedenen Festigkeitsgrades der Wurzel- und Wedelgipfelzellen ist, darüber läßt sich zur Zeit noch nichts aussagen, es ist nur zu hoffen, daß die experimentirenden Botaniker, welche sich — zu ihrer Ehre sei es


Figur 45.



Embryo des Adlerfarrens nach Hofmeister.

gesagt — weit eifriger mit diesen wichtigen Fragen befassen, als die Zoologen, in Bälde auch hierüber Licht verbreiten.

Dimorpher Individuenstock.

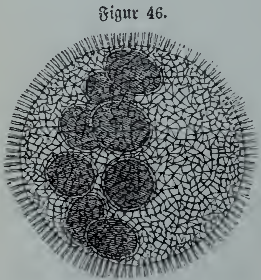
Wie sollen wir nun den soeben beschriebenen bei den höheren Pflanzen stets auftretenden Entwicklungsmodus der Zellkugel taufen? schicklich am besten als Entwicklung der Zellkugel zum Individuenstock, wobei also jeder Stengel und jede

Wurzel den Namen und Rang eines Individuums erhält. Allein damit ist die Bezeichnung noch nicht erschöpft: es muß in in die Begriffsbestimmung noch die Thatsache aufgenommen werden, daß an dem Stock zwei Sorten von Individuen sitzen: abwärtsgehende Wurzeln und aufwärtssteigende Stengel. Dies geschieht durch den Beisatz des Wortes zweigestaltig (dimorph). Die Entwicklung der Zellkugel zum dimorphen Individuenstock ist übrigens keineswegs ein Privilegium des Pflanzenreiches, sondern findet sich auch bei den Thieren, und zwar den sogenannten Hydroiden nur mit dem Unterschiede: daß bei ihnen die den Wurzeln entsprechenden Individuen, anstatt in die Haftfläche, d. i. den Boden einzudringen, blos auf der Oberfläche desselben hinkriechen. Deshalb hat man ihnen auch den von den Botanikern entlehnten Namen Stolonen gegeben. Auch bei den freischwimmenden Röhrenquallen besteht der gleiche Dimorphismus zwischen Stengel und Wurzel. Es werden uns übrigens diese Verhältnisse später noch einmal beschäftigen, da die hieher gehörigen Organismen sich auch auf die nächste Organisationsstufe erheben. Es sei nur angeführt, daß die Zweischichtigkeit, d. h. die Aenderung in Rinden- und Innenzellen schon sehr frühe beginnt.

Dauerformen der zweischichtigen Zellkugel a) im Pflanzenreich (Volvocinen).

Im Bisherigen wurden von der zweischichtigen Organisationsstufe der soliden Zellkugel nur solche Fälle erwähnt, wo sie als vorübergehende Entwicklungsstufe auftritt, und das ist der Fall bei allen höhern Pflanzen und der weitaus größten Zahl der Thiere. Es sind jetzt einige Fälle zu verzeichnen, wo dieselbe bleibend auftritt. Die Zahl dieser Fälle ist eine sehr beschränkte. Doch bieten uns beide Reiche hiezu Materiale. Figur 46 zeigt die betreffende Organisationsstufe als bleibend im Pflanzenreich. Sie stellt die merkwürdige Algenform, Volvox globator, dar. Die Entwicklung dieses Geschöpfes geht in

Figur 46.



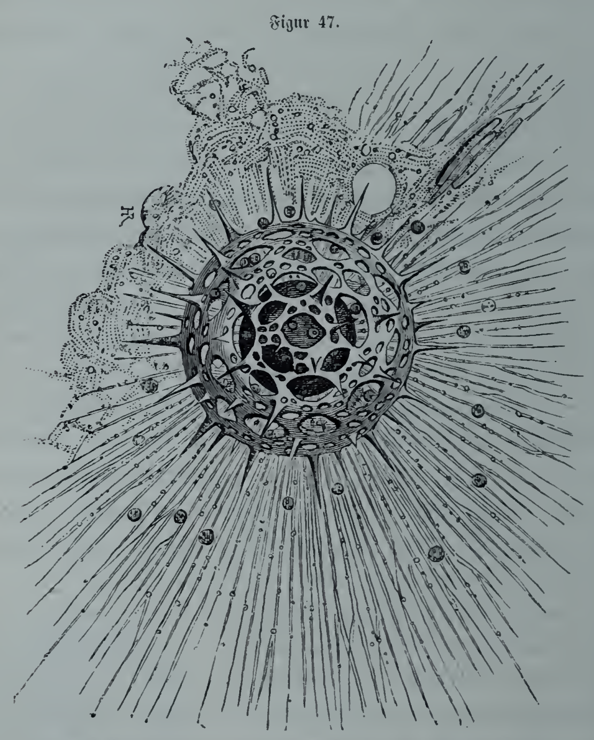
Volvox globator, nach Carpenter.

ganz ähnlicher Weise vor sich, wie die eines thierischen Eies. Durch successive Furchung der Keimzelle entsteht in der Hülle zuerst eine solide Zellkugel. Dann macht sich das Zellgrößengesetz in der Art geltend, daß eine central gelegene Zelle größer wird, als die peripherischen, und sich dann auch in mehrere theilt. So entsteht eine zweischichtige Zellkugel aus Rinden- und Markzellen. Frägt man, warum hier nicht wie bei den auf dieser Stufe angelangten Thiereiern eine Fortentwicklung zu höherer Organisationsstufe stattfindet, so läßt sich folgendes anführen: die Rindenzellen sondern sehr bald, nachdem sie unter einander eine fädige Verbindung eingegangen haben, große Mengen von Zellkitt ab, womit natürlich ihrer eigenen Vermehrung ein Hemmschuh angelegt ist. Weiter wächst durch diesen Vorgang die Flächenausdehnung der Kugel viel rascher, als die Centralzellen folgen können, und so entsteht eine große aus den Rindenzellen (deren jede zwei Flimmerhaare treibt) gebildete Kugelschale, in deren Hohlraum die großen Zentralzellen frei schwimmen. Damit ist die Solidarität der beiderlei Zellschichten aufgehoben, die Centralzellen sind unabhängig geworden, lösen sich nicht nur von der Rinde, sondern auch unter einander, und beginnen eine Entwicklung auf eigene Faust, die allerdings wieder zum selben Ergebniß führt. Wenn man also will, ist auch hier die Zweischichtigkeit kein bleibender Zustand, allein doch stellen wir die Volocinen hieher, weil die Zweischichtigkeit nicht übergeht in eine höhere Organisationsstufe, sondern nur beendigt wird durch die Trennung der inneren Schichte zu selbständigem Leben. Im Thierreich tritt die Dauerform der zweischichtigen Zellkugel in ganz abweichender Weise zu Tage. Bei den Polycystinen oder Gitterthierchen, deren eines in umstehender Figur 47 dargestellt ist, wird die Markschicht vorgestellt von einer einzigen sehr großen meist lebhaft gefärbten Zelle. Die peripherische Lage enthält nebst kleinen kuglichen Zellen noch eine große Menge frei beweglichen, wie Figura zeigt, der mannigfachsten Scheinfüßchenentwicklung fähigen Protoplasma's, welches die kleinen Rindenzellchen bei

b) im Thierreich (Polycystinen).

allen seinen Bewegungen mitnimmt, so daß sie keine geschlossene Lage bilden, sondern in dem spinngewebähnlichen Netz von Protoplasmafäden regellos vertheilt hängen. Während also bei den Volvocinen die Markschichte einer Auflösung ihres Zellverbandes anheimfällt, so daß jede Zelle derselben selbständig wird, trifft bei den Gitterthierchen dies Schicksal der Zertrümmerung die

Figur 47.



Ein Gitterthierchen, Cyrtidosphaera echinoides, nach Häckel.

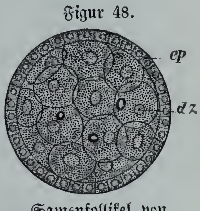
Rindenschichte, allerdings mit dem Unterschiede, daß sie durch das vorhandene freie Protoplasma verhindert werden, auf eigene Faust weiterzuleben. Bei den meisten Gitterthierchen tritt zu den geschilderten Bestandtheilen (so wie bei dem abgebildeten) ein oft höchst verwickeltes und zierliches Kieselgerüste, ein Bauwerk der Protoplasmafäden. Leider besitzen wir noch

keine Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Gitterthierchen, allein, wenn wir uns denken, zwischen den kleinen Zellen eines Graafischen Follikels (siehe oben Figur 32) befinde sich frei bewegliches Protoplasma, das sich zu einem feinen Netzfadenwerk ausspinne, die kleinen Zellen mit sich führend, so wird ein einem Gitterthierchen ähnliches Zellbauwerk entstehen.

Analog gebaute Organe.

Als Beweis, daß die besprochene Organisationsstufe nicht nur bei der Entwicklung aus dem Ei vorübergehend sich findet, sondern auch bei der Entwicklung von Organen eines Thieres vorkommt, füge ich in Figur 48 die Abbildung eines Samenfollikels aus dem Hoden einer Schnacke bei; ep gibt den optischen Durchschnitt einer einfachen Lage aus Rindenzellen, dz sind die großen Markzellen, aus deren Kerne sich die Spermatozoen entwickeln.

Figur 48.

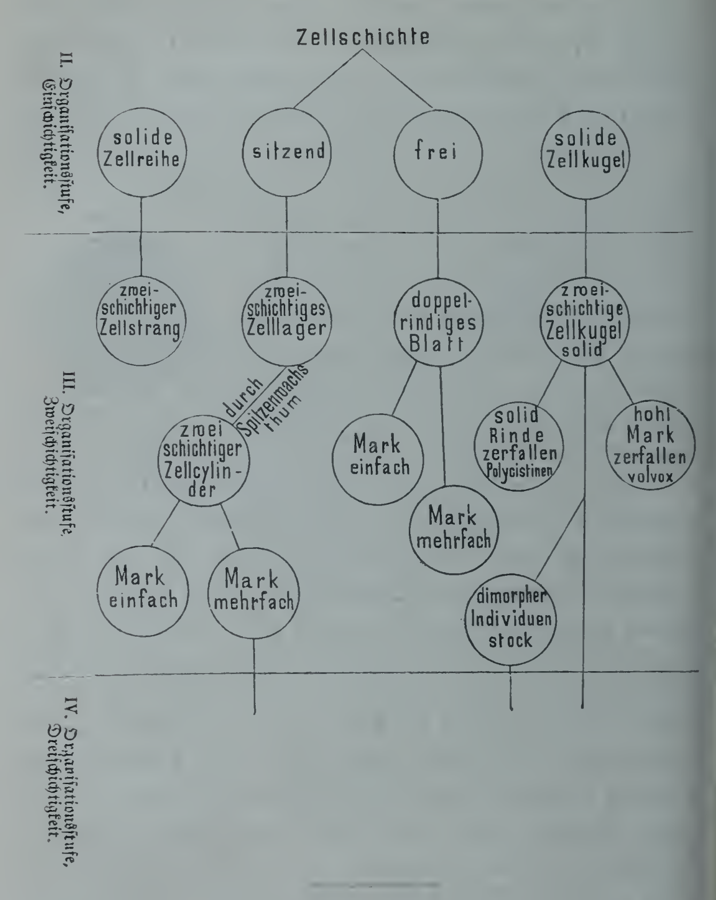


Samenfollikel von Corethra plumicornis, nach Weißmann.

Bemerkung zur Tabelle.

Zum Schluß stehe wieder eine tabellarische Uebersicht der erörterten Organisationsstufe in ihrem Anschluß an die vorhergehende, mit nur Einer Bemerkung: die mit der soliden Zellkugel beginnende Entwicklungsreihe, welche in reicher Verästlung bis zum höchsten Thier hinauf geht, während alle andern zurückbleiben, ist auf der ersten Tabelle pag. 173 selbständig zurückgeführt bis zur Einzelligkeit, und die jetzige Tabelle folgt diesem Modus, weil es sich hier nur um die Aufstellung eines morphologischen Schema's handelt. Ganz anders müßte die Anordnung ausfallen, wenn sie die stammbaummäßige Entwicklung darstellen sollte. Wie oben gezeigt wurde, beginnt — wenigstens für das Pflanzenreich — die genannte Entwicklungsreihe durch einen Akt des Generationswechsels (Metagenese oder Zellemancipation) innerhalb einer der höhern Entwicklungsformen, die aus der Zellschichte hervorgegangen sind. Da wir später bei der Entwerfung des Stammbaums auf diesen Gegenstand ausführlicher zurückkommen werden, so mögen diese Worte genügen, um einem Mißverständniß der Leser vorzubeugen.

Schema
zur zweiten und dritten Organisationsstufe.



Druck v. Hirschfeld in Wien.

Zehnter Brief.

Die Ursachen der Gewebsdifferenzirung.

(Theorie der Morphogenesis und Physiogenesis der Gewebszellen.)

Ehe wir in der Besprechung der Organisationsstufen in der bisherigen Weise fortfahren können, ist es rathsam, einen Blick auf die allgemeinen Ursachen zu werfen, welche bei aller Entwicklung thätig sind. Ich halte dies für umso nöthiger, weil gerade der große Fortschritt, welchen die Darwin'sche Lehre gebracht hat, auch die Gefahr schuf, weniger die Forschung als die Theorie in einseitige Bahnen zu treiben.

Entwicklungsursachen.

Bei der Entwicklung des Eies zum erwachsenen Organismus handelt es sich um Dreierlei: erstens um die Gewebsdifferenzirung, d. h. die Erscheinung, daß aus den Anfangs gleichartigen Embryonalzellen allmälig verschiedene Zellsorten werden; zweitens um die Thatsache, daß die Entwicklung zur endlichen Annahme einer ganz bestimmten, von Generation zu Generation sich gleichbleibenden Form führt, und drittens, daß die Entwicklung eines Keimes nicht überall zur Entstehung eines gleich complicirt gebauten organischen Körpers, sondern im einen Fall zu einer niederen, im anderen Fall zu einer höheren Entwicklungsstufe führt. Der Ursachen aller dieser Entwicklungserscheinungen müssen es nothwendig zweierlei sein: 1. die innerlichen, in der Substanz des Keimes und seinen Fähigkeiten begründeten, die auf die Substanz und die Fähigkeiten der Erzeuger zurückzuführen sind. Diese uns ihrer letzten Natur nach größtentheils ganz unverständlichen Ursachen fassen wir unter der Bezeichnung Vererbung zusammen. 2. Die äußeren

Ursachen, die dadurch gegeben sind, daß der Keim seine Entwicklung nur bewerkstelligen kann, indem er einen steten Stoff- und Kraftwechsel mit den ihn umgebenden Medien unterhält und sowohl den allgemeinen Naturkräften (Schwerkraft, Affinität, freien Bewegungen etc.), als auch besonderen äußeren Bedingungen, räumlichen, stofflichen und kinetischen, unterworfen ist.

Zu einer Zeit, in welcher man sich mit der Morphogenesis nur symptomatisch beschäftigte, hat man die inneren Ursachen, d. h. die Vererbung, als die allein gestaltenden, die äußeren als die blos erhaltenden angesehen, d. h. als solche, welche nicht im Stande seien, an dem Gang und Ziel der Entwicklung etwas zu ändern, welche nur darüber entscheiden, ob eine Entwicklung überhaupt möglich ist oder nicht.

Nachdem zahlreiche Beobachtungen darüber gesammelt worden sind, daß den äußeren Umständen ein directer gestaltender Einfluß auf die Entwicklung zukommt, nachdem Geoffroy St. Hilaire ihnen einen noch weiter gehenden, dauernd umgestaltenden zugeschrieben hat, ist es Darwin's Verdienst, mit der Anpassung durch natürliche Auswahl einen weitgehenden indirecten Einfluß der äußeren Umstände auf Ziel und Gang der phylogenetischen Entwicklung nachgewiesen zu haben.

Darwin hat ferner das weitere Verdienst sich erworben, daß er die Wirkung der Vererbung auf den formalen Gang der Entwicklung des Individuums klarstellte; wir sind durch ihn zur Erkenntniß gelangt, daß die Entwicklung des Individuums eine abgekürzte Wiederholung der Stammbaumgeschichte der Art ist; ein Satz, mit dessen causaler, bis jetzt noch nicht gelieferter Erklärung wir uns später beschäftigen wollen.

Theorie der Pangenesis.

Das alles sind ungeheure Fortschritte, allein man hüte sich, daß das Gute nicht zum Feind des Besseren wird.

Die erste Kritik richte ich gegen die Theorie Darwin's von der Pangenesis, durch welche er die Thatsachen der

Vererbung zwar nicht zu erklären, sondern nur verständlicher zu machen versucht hat. Nach dieser Theorie ist die Eizelle (und der Samenfaden) nicht einer beliebigen Zelle gleich zu setzen, sondern gewissermaßen eine Quintessenz aller Organe des Mutterthieres. Darwin denkt sich, zur Herstellung der Keimstoffe entsende jedes Organ und jede Organgruppe, kurz jeder einzelne Bestandtheil des Erzeugers ein winziges Keimchen, deren jedes im Stande sei, sich zu vermehren und im Embryo dasselbe Organ aufzubauen, von dem es abstamme, so daß also das befruchtete Ei aus einer großen Anzahl von specifischen Organkeimen (Keimen für Füße und Hände, für Leber, Magen, Darm, Drüsen, Hirn, Blut ꝛc.) bestehe, mithin ein Mikroorganismus oder das ganze spätere Thier in Miniaturausgabe sei.

Gegen diese Theorie ist Folgendes einzuwenden: 1. läßt sich nicht begreifen, auf welchen Wegen diese Keimchen alle sollen herbeigeschafft und jedem einzelnen Ei und jedem der Milliarden von Samenfäden zugeführt wird; 2. ist unverständlich, wie es, selbst diese Wege vorausgesetzt, ohne Confusion in Qualität und Quantität abgehen soll und wieso bei der Entwicklung des Eies die Keimchen jedes Organes ihren richtigen Platz im Ganzen finden — warum also nicht zufällig einmal das Auge sich da entwickelt, wo das Herz oder die Leber hingehört, ꝛc. 3. ist die Frage der Vererbung dadurch um kein Jota von der Stelle gerückt, denn wie das minimale Keimchen, aus dem Darwin z. B. das Auge oder das Herz sich entwickeln läßt, zu dieser Differenzirung und Complication in stets richtiger Weise gelangt, ist um kein Haar begreiflicher als die Thatsache, daß aus dem ganzen Ei das ganze Thier wird. Diese negative Seite der Theorie hat nun nichts Bedenkliches, wohl aber ihre positive Seite.

Gewebsdifferenzirung.

Einer der wichtigsten Vorgänge der individuellen Entwicklung ist die Gewebsdifferenzirung, d. h. die Erscheinung, daß aus den Nachkömmlingen unter sich ganz gleichartiger Embryonalzellen da Epidermiszellen, dort Mus=

kelzellen, Nervenfäden, Ganglienzellen, Drüsenzellen, Blutkörperchen ꝛc. werden. Nach der Theorie der Pangenesis wären diese verschiedenartigen Gewebszellen nicht die Abkömmlinge gleichartiger Embryonalzellen, sondern die Abkömmlinge jener Keimchen, welche von den Epidermiszellen, Muskelfasern, Nervenfäden ꝛc. des Erzeugers im befruchteten Ei deponirt worden sind. Mit einer solchen Annahme schließen wir die Möglichkeit aus, den Ursachen der Gewebsdifferenzirung nachzuforschen, und doch legt die oberflächlichste Betrachtung nahe, daß den *Existenzbedingungen* des Keimes und der Theile des Keimes innerhalb des Zellstaates, den er bildet, ein hohes Maß von Einfluß auf die Gewebsdifferenzirung zukömmt. Den besten Beweis hiefür liefern die sogenannten *weißen Blut-* oder *Lymphkörperchen*, von denen fast widerspruchslos nachgewiesen ist, daß sie noch beim erwachsenen Thier in ganz verschiedenen Sorten von Gewebszellen, in gefärbte Blutkörperchen, Epidermiszellen, Bindegewebszellen, Endothelzellen, glatte und wahrscheinlich auch quergestreifte Muskelzellen, Nervenfäden ꝛc. sich umbilden können. Weiter ist, wenn auch noch nicht ganz im Einzelnen, nachgewiesen, daß diese Metamorphose eben nur dann eintritt, wenn diese Wanderzellen *unter die gleichen Existenzbedingungen gelangen, unter welchen sich die genannten Gewebszellen im Körper befinden.* Wir können also zunächst für diese Sorte thierischer Zellen sagen: *Ihnen wohnt keinerlei angeerbte Prädestination für irgend einen Specialzellenberuf inne*, sie haben die Fähigkeit von Embryonalzellen zu beliebiger Zellenmetamorphose und die Entscheidung darüber, in welche Zellsorte sie sich umwandeln, hängt lediglich davon ab, unter welcherlei Existenzbedingungen sie in dem Körper gelangen.

Es ist nun zwar immer sehr große Vorsicht nöthig, wenn man Erfahrungssätze, die durch Beobachtung eines bestimmten Gegenstandes gewonnen sind, verallgemeinern und auf verwandte Gegenstände ausdehnen will. Allein wir

werden im Folgenden hiefür Gründe genug finden und dann sage ich so: Bei aller Forschung ist man berechtigt, vom Bekannten auf das Unbekannte zu schließen und eines der Axiome der Wissenschaft lautet: *Aehnliche Wirkungen lassen auf ähnliche Ursachen schließen.* Die Umwandlung der gleichartigen Embryonalzellen in die verschiedenen Sorten von Gewebszellen und die Umwandlung der weißen Blutkörperchen in dieselben Sorten von Gewebszellen sind so ähnliche Vorgänge, daß wir für beide ähnliche Ursachen annehmen müssen; sind diese bei den weißen Blutkörperchen in den äußeren Existenzbedingungen und nicht in ererbten Eigenschaften zu suchen, so ist auch die Differenzirung der Embryonalzellen nicht Folge einer ererbten Eigenschaft, wie die Theorie der Pangenesis will, sondern gleichfalls Folge der äußeren Existenzbedingungen. Ich sage nicht, daß man nun diesem Satz den Rang eines unerschütterlichen Dogmas geben soll — die Wissenschaft erkennt überhaupt nichts Unerschütterliches an, als die Gesetze der Logik und Mathematik — allein ich sage: *Diesen Satz ist man solange berechtigt für wahr zu halten, bis Jemand seine Unwahrheit nachgewiesen hat.*

Weiße Blutkörperchen und Embryonalzellen.

Ehe ich nun daran gehe, meine Auffassung von den Ursachen der Gewebsdifferenzirung in systematischem Gang zu entwickeln, wird es zweckmäßig sein, einige Worte über die eben berührte Aehnlichkeit von Embryonalzellen und weißen Blutkörperchen als Einleitung vorauszuschicken.

Zunächst gewinnen wir die Anschauung, daß die *weißen Blutkörperchen ihrer Natur nach eine Art Embryonalzellen* sind und zwar nach zwei Seiten hin, einmal durch eine ganz ähnliche Umbildungsfähigkeit und zweitens durch ihre große Vermehrungsfähigkeit, denn es steht fest, daß bei den höheren Thieren während des ganzen Lebens eine ohne Zweifel massenhafte Neubildung solcher Zellen in den Lymphdrüsen, der Milz, dem rothen Knochenmark 2c. stattfindet. Daher kommt auch die Aehnlichkeit in der Rolle. Wie die Embryonalzellen die Aufgabe haben, das

plastische Material, die Bausteine zur uranfänglichen Herstellung der verschiedenen Gewebe zu bilden, so ist den weißen Blutkörperchen des erwachsenen Thiers neben anderem die Aufgabe gestellt, das plastische Reparaturmaterial für das steter Abnützung unterliegende Zellenbauwerk zu liefern. Da die Blutzellen offenbar unter allen Zellen des Körpers den größten Abnützungsbetrag haben, so steht natürlich der Ersatz dieser Zellsorte durch die weißen Blutkörperchen obenan, auf der anderen Seite sind letztere als Bildner des Narbengewebes auch für die Reparatur der anomalen selteneren Schäden parat. Ob sie bei der Reproduktion verloren gegangener Körpertheile betheiligt sind, in wie weit ihnen der stetige Ersatz für den Abgang der übrigen Gewebszellsorten obliegt, namentlich ob sie, wie einige gesehen haben wollen, den Ersatz der Epidermisabschuppung bilden, ob sie beim Ersatz der Epithelabstoßung in Drüsen und auf Schleimhäuten, beim Ersatz der Muskelfasernabnützung thätig sind, wissen wir nicht, werden aber keineswegs überrascht sein, wenn uns künftige Forschungen solche Nachrichten bringen, denn a priori hat die Sache außerordentlich viel Wahrscheinliches für sich.

Der Unterschied zwischen Embryonalzellen und weißen Blutkörperchen beruht offenbar hauptsächlich auf einer größeren Beweglichkeit der letzteren. Während die ersteren mehr an der Stelle, wo sie erzeugt werden, liegen bleiben und nur geringe Contractilität zeigen, sind die Letzteren Wanderzellen, die nicht nur passiv von ihrer Bildungsstätte durch den Lymphstrom weggeschwemmt werden, sondern auch eine große Fertigkeit haben, sich mittelst Scheinfüßchenbildung fort zu bewegen und durch die Gewebe hindurchzubohren.

Wir können sagen: In einem Thierkörper hat man vom morphogenetischen Standpunkt folgende Zellen zu unterscheiden: 1. Fertige Gewebszellen, die keiner progressiven Umbildung und vielleicht auch keiner oder nur einer geringen Vermehrung durch Selbsttheilung fähig sind (Muskelzellen, Nervenzellen, Bindegewebszellen (?), Hornzellen, farbige

Blutkörperchen). 2. Unfertige indifferente embryonale, einer beliebigen Umbildung fähige und fortwährend ausgiebig sich vermehrende Zellen (weiße Blutkörperchen und vielleicht gewisse Bindegewebszellen). 3. Geschlechtszellen (Ei- und Samenzellen), die erst nach einer Conjugation (Befruchtung) die Fähigkeiten der Zellsorte Nr. 2 erreichen.

Während die Zellsorten Nr. 1 den morphologischen Sollbestand des Thierkörpers bilden, sind die Zellen Nr. 2 zur Erhaltung dieses Sollbestandes des Individuums d. h. zum Ersatz der morphologischen Abnützung und Reparatur bestimmt, kurz, dienen der Erhaltung des Individuums, während die Zellen Nr. 3 die Erhaltung der Art zu besorgen haben. Das genetische Verhältniß derselben ist: aus der Conjugation der Zellen Nr. 3 (Befruchtung) entstehen die Zellen Nr. 2, die sich zu denen der Sorte Nr. 1 differenziren.

Ich habe oben die Behauptung aufgestellt, die Ursache der Gewebsdifferenzirung sei die Differenz der Existenzbedingungen, welche sich bei der Bildung eines Zellconglomerats nothwendig unter den einzelnen Zellen je nach ihrer Lage innerhalb des Zellgesellschaft einstellen müssen. Ich habe eine der allgemeinsten und ersten Gewebsdifferenzirungen, die zwischen den oberflächlich gelegenen Rinden- oder Gränzzellen und den im Innern liegenden Binnen- oder Markzellen schon pag. 176 geschildert und zu erklären versucht und in meiner „allgemeinen Zoologie" habe ich darüber weitere Andeutungen gemacht, die hier näher ausgeführt werden sollen, aber mit Beschränkung auf das Thierreich.

Gränzzellen.

In erster Linie ist das über die Gränzzellen gesagte dahin zu erweitern, daß nicht blos diejenigen Zellen, welche die äußere Begränzung eines vielzelligen Thiers (oder einer Pflanze) bilden, die sogenannten Epidermiszellen den Charakter der Gränzzellen annehmen, sondern auch diejenigen, welche innerliche Hohlräume begränzen d. h. die Epithel- und Endothelzellen. In ihren Existenzbedingungen haben sie alle das gemein, daß sie nicht in ihrer ganzen Peri-

pherie mit andern Zellen verklebt sind, sondern mit einer Seite frei liegen und hier mit einem bewegten Medium (Luft, Wasser, Speisebrei, Lymphe, Blut oder Drüsensaft) einen Stoffaustausch unterhalten. Daß diese eigenartigen Existenzbedingungen die Ursache ihrer eigenartigen Metamorphose sind, wird nicht nur durch die übereinstimmenden Eigenschaften aller Gränzzellen aller Thiere wahrscheinlich gemacht, sondern auch durch die Differenzen, die zwischen den verschiedenen Sorten von Gränzzellen bei einem und demselben Thiere, und den gleichen Gränzzellsorten bei verschiedenen Thieren bestehen. Doch müssen wir bei der Einzelnbetrachtung diese beiden Fälle auseinanderhalten.

Unterschiede der Gränzzellen des gleichen Thieres.

Vergleichen wir zuerst die verschiedenen Gränzzellen bei einem und demselben Thier. Der erste Unterschied ist der zwischen den Epidermis-, Epithel- und Endothelzellen. Er steht in völliger Harmonie mit der Differenz der Medien, von denen sie bespült werden; bei den ersteren ist es Luft oder Wasser, bei den Epithelzellen ein träg sich bewegender, meist schleimiger, keine lebendigen Zellen, sondern nur todte Massen führender Saft; bei den Endothelzellen die rascher bewegte, meist zellenführende Ernährungsflüssigkeit (Blut, Lymphe und seröse Flüssigkeit). Uebrigens haben wir bei der Differenzirung der Gränzzellensorten doch noch eines Faktors zu gedenken, ohne den die Unterschiede nicht verständlich wären. Unleugbar ist — namentlich bei Wasserthieren — die Uebereinstimmung zwischen Epidermis- und Epithelzellen viel größer als zwischen diesen und den Endothelzellen der Gefäßröhren und serösen Häute, während doch die Differenz zwischen Blut und Lymphe einerseits und den Darm- und Drüsensäften andererseits entschieden geringer ist, als der zwischen den letzteren und Wasser oder Luft. Dieses Räthsel löst die Entwicklungsgeschichte: das Epithel des Darms und der Drüsen entsteht bei sehr vielen Thieren aus einer Fortwucherung der äußern Gränzzellenschicht des Embryo ins Innere des Körpers, so daß es von äußeren Gränzzellen abstammt. Bei denjenigen Thieren, bei welchen dies nicht

der Fall ist, sondern die Epithelzellen aus den Binnenzellen des Embryo entstehen, sind anfänglich die Existenzbedingungen beider deßhalb sehr übereinstimmend, weil die primitive Darmhöhle sich mit der gleichen Flüssigkeit füllt, welche den Embryo auch von Außen umgiebt. Erst später, wenn das Thier frißt, werden die Existenzbedingungen für beide Zellsorten erheblicher verschieden. Dem gegenüber entstehen die Endothelzellen aus Binnenzellen, die zu keiner Zeit ihres Daseins von äußeren Medien bespült werden.

Der eben besprochene Umstand gibt uns einen neuen lehrreichen Wink für das Verständniß der Gewebsdifferenzirung; er zeigt, daß jede einmal eingetretene, wenn auch noch so geringgradige Differenz oder Gleichartigkeit — denn zu der Zeit, in welcher sich das Endothel differenzirt, sind die Unterschiede zwischen sämmtlichen Zellen des Embryo noch sehr unbedeutend — richtunggebend ist für das Endziel der Differenzirung. Wir können so sagen: Jede bei der Gewebsdifferenzirung eingetretene Beschaffenheit einer Zelle wird auf ihre Abkömmlinge vererbt.

Flimmer- und Cylinderepithel

Noch ist der Differenzirung des Epithels in Flimmerepithel und Cylinderepithel zu gedenken. Da beide demselben Keimblatt entstammen, vielfach in einander übergehen, ja im Lauf der Entwicklung an einer und derselben Stelle auf einander folgen (z. B. das neugeborne Säugethier hat im hintern Theil der Mundhöhle Flimmerepithel, das erwachsene Cylinderepithel), so kann hier nicht von Abstammungsdifferenzen die Rede sein. Wenn wir die Existenzbedingungen beider Zellsorten vergleichen, sowie ihren Bau, so kommen wir etwa zu folgender histogenetischer Ursache: Wo das Epithel geringeren chemischen und mechanischen Insulten ausgesetzt ist, entwickelt sich Flimmerepithel, andernfalls Cylinderepithel. Mit dieser Anschauung stimmt Folgendes: 1. haben eine Reihe von Forschern die Stäbchenschichte auf der freien Seite der Cylinderzellen für übereinstimmend mit der Flimmerhaarschichte erklärt, ge-

wissermaßen für erstarrte und verklebte Flimmerhaare. Ein solcher Verlust der Contractilität ist eine gewöhnliche Folge energischer Einwirkung äußerer Agentien auf Protoplasma. 2. finden wir Flimmerzellen auf der Außenfläche des Körpers nur bei kleinen Thieren, die im Wasser oder Wasserdunst leben, während bei größeren Thieren und solchen die in trockener Luft leben keine äußerlichen Flimmerhaare sich finden, bei letztern sind eben die mechanischen und chemischen Insulte zu groß.

Der große Unterschied zwischen den ja auch, wenigstens der Abstammung nach, zu den Gränzzellen gehörigen Sinneszellen und den übrigen Gränzzellen soll weiter unten besprochen werden, wenn wir von den Reizsystemzellen handeln.

Unterschiede der Gränzzellen verschiedener Thiere.

Bei der Betrachtung der Differenzen der gleichen Gränzzellensorten bei verschiedenen Thieren tritt uns zuerst bei den Epidermiszellen der Unterschied zwischen Luft- und Wasserthieren entgegen, der nach zwei Richtungen bestätigend für meine Anschauung von der Gewebsdifferenzirung ist. Fürs erste ist der Unterschied zwischen Epidermis- und Epithelzellen in chemischer, gestaltlicher und physiologischer Beziehung bei Wasserthieren entschieden geringer als bei Thieren, die in trockener Luft leben. Bei den letzteren ist der Unterschied folgender: die Epidermiszellen sind verhornt d. h. ihr Eiweiß ist zum Theil in Keratin (Hornstoff) umgewandelt, ihr Wassergehalt ist im Vergleich zu unverändertem Protoplasma viel geringer, die Gestalt blättchenförmig, die Reizbarkeit und Contractilität erloschen; bei den Epithelzellen ist der Wassergehalt nicht vermindert, das Albuminat wird nicht in Keratin, sondern in Mucin (Schleimstoff) rückgebildet, die Contractilität und Reizbarkeit ist nach allem fast nirgends ganz vernichtet, bei dem Flimmerepithel sogar noch sehr groß.

Wenden wir uns dagegen zu den Wasserthieren, so begegnen wir hier in der Epidermis Flimmerzellen, oder Cylinderzellen, oder polyedrischen Zellen, selten eigentlichen

Blättchenzellen, dann sind sie fast alle mehr mucin- als keratinhaltig, und daß die Reizbarkeit und Contractilität bei ihnen nicht so völlig erloschen ist, beweisen die flimmernden Epidermiszellen der kleinen Wasserthiere.

Der zweite Beweis für meine Auffassung liegt darin, daß bei den in trockener Luft lebenden Thieren, wo eine mehrschichtige Epidermis vorkommt, diese sich wieder in ein Hornblatt und ein Schleimblatt sondert, eine Differenzirung die bei den vergleichbaren Wasserthieren ganz fehlt oder kaum angedeutet ist.

Eine weitere, für das Verständniß der Histogenese hochwichtige Thatsache ist, daß die bedeutenden Unterschiede, die wir z. B. zwischen der Epidermis eines Luft-Wirbelthieres, und eines Luft-Insectes finden, nicht größer sind, als die Unterschiede, welche die anderen Zellsorten dieser Thiere unter einander zeigen. Das Charakteristische der Insecten-Epidermiszellen ist, daß sie sich mit einer erhärtenden Ausschwitzung von Chitin bedecken. Die Auffälligkeit dieser Differenz verschwindet sofort, wenn wir wissen, daß es eine *allgemeine Eigenschaft aller Zellen des Insectenkörpers* ist, sich sofort mit einem Chitinhäutchen überall da zu bedecken, wo sie mit der atmosphärischen Luft (oder lufthaltigem Wasser?) in Berührung kommen, eine Eigenschaft, welcher diese Thiere z. B. die Entwicklung des alle Gewebssorten des Körpers, Muskel, Nerv, Fettkörper 2c. durchsetzenden Tracheensystems verdanken, denn die Tracheen sind nichts Anderes, als luftführende Intercellulargänge, die nur durch die Absonderungsthätigkeit der sie begränzenden Zellen eine eigene Chitinhülle erhalten haben. Bei den Krebsen, denen das Luftgefäßsystem fehlt, zeigt sich die chitinerzeugende Disposition ihres Zellprotoplasmas in der Fortsetzung der Chitinhaut in der vorderen und hinteren Abschnitte des Darmkanals und der Ausfüllung ihrer Hautdrüsen mit compacten Chitinzapfen (den fälschlich sogenannten Sehnen der Krebsmuskeln).

Daraus gewinnen wir den wichtigen Satz: Der Gewebs-

charakter, den eine Zelle annimmt, wird allerdings in erster Linie von ihren Existenzbedingungen bestimmt, allein in zweiter Linie entscheidet über die Modification innerhalb dieses Charakters eine specifische, anererbte chemisch-physikalische Beschaffenheit ihres Protoplasmas. Ich sage ausdrücklich ererbt, weil sie in der Regel auch noch anderen Zellsorten der betreffenden Thiere mehr oder weniger zukommt. Wir werden darauf später noch öfter zurückkommen.

Binnenzellen.

Wenden wir uns nach dieser Betrachtung der Gränzzellen zu der der Binnenzellen. Hievon sind die Muskelzellen, Nervenzellen, Bindegewebszellen, die Wanderzellen (Blut- und Lymphkörperchen), die Geschlechtszellen, die Zellen des adenoiden Gewebes bei den Wirbelthieren, die Fettkörperzellen und die Leuchtzellen und elektrischen Zellen gewisser Thiere die wichtigsten Modificationen, jedoch mit folgender Einschränkung: Das allgemeinste Vorkommen im Thierreich haben die Muskelzellen und Geschlechtszellen, in zweiter Linie stehen die Nervenzellen, in dritter Linie die Wanderzellen, in vierter Linie die Bindegewebszellen und die letzten Sorten sind, wie schon oben markirt, auf gewisse Thiertypen oder einzelne Arten beschränkt. Eine weitergehende Unterscheidung zu treffen halte ich für den vorliegenden Zweck für überflüssig, und zwar deshalb: Bei den Binnenzellen können wir für diesen ersten Versuch einer Gewebsentstehungslehre nichts weiter bieten, als einige erste Anhaltspunkte für eine weitergehende, sicher die größten Schwierigkeiten darbietende Detailforschung und einen Nachweis, daß auch bei den Binnenzellen das Wesentlichste für meine Auffassung von den Ursachen der Gewebsdifferenzirung spricht.

Ueber den gemeinschaftlichen Charakter der thierischen Binnenzellen gegenüber den Gränzzellen läßt sich Folgendes sagen: Ihr Protoplasma zeigt weder Neigung zur Verhornung, noch zur Verschleimung, dagegen neigt es zur Fettmetamorphose und Abscheidung von elastischer und leimgebender Sustanz. Ihre Contractilität und Reizbarkeit ist im Allgemeinen entschieden höher als die bei den Gränz-

zellen. Ueber ihr formales Verhalten läßt sich nur sagen, daß sie durchschnittlich größer sind, als die Gränzzellen, wovon früher ausführlich die Rede war.

Reizsystemzellen.

Gehen wir zu den besonderen Sorten der Binnenzellen über, so müssen wir nach Form, Function und Existenzbedingungen als erste Hauptgruppe die mit der Außenwelt in Reizzusammenhang und unter sich in systematischem Verband stehenden Zellen, die ich deshalb Reizsystemzellen oder animale Zellen nennen will, herausheben. Darunter verstehe ich die Nervenzellen mit ihren Ausläufern, den Nervenfäden, und die Muskelzellen inclusive der elektrischen Zellen (und Leuchtzellen?), sowie die mit den Nerven verbundenen Drüsenzellen. Sie unterscheiden sich von allen übrigen Zellen hauptsächlich dadurch, daß sie eben sammt und sonders mit einander in einem eigenthümlichen systematischen, den ganzen Körper durchziehenden Verband stehen, indem sie einander entgegengewachsen und an den Berührungspunkten mit einander förmlich verschmolzen sind oder sonstwie sich fester verknüpft haben. Dieses Reizzellensystem besteht jedoch nicht blos aus Binnenzellen, sondern das Charakteristische ist gerade, daß es sich um einen Verband von Binnenzellen und Gränzzellen handelt.

In physiologischer Hinsicht zeichnen die Reizsystemzellen durch hohe Reizbarkeit und Reizleitungsfähigkeit, sowie höhere Leistungsfähigkeit überhaupt (stärkere Contraction, stärkeren Stoffumsatz, stärkere Elektricitätsentwicklung, Wärme- und Lichtentwicklung rc.) aus, worin sie das primitive Protoplasma der Ei- und Embryonalzellen und aller anderen Zellen des Körpers weit übertreffen.

Bei diesen Reizsystemzellen liegt nun der Zusammenhang zwischen den äußeren Existenzbedingungen der Zellen und ihrer endlichen Umwandlung auf platter Hand — sie sind, um mich kurz auszudrücken, ein Erzeugniß der Uebung oder des Gebrauchs. Durch eigene, allerdings noch nicht in wünschenswerther Ausdehnung vorgenommene

und nur zum Theil publicirte *) Untersuchungen über die Leitungsfähigkeit der Nervenfasern habe ich die schon aus dem praktischen Leben Jedem sich aufdrängende Thatsache constatiren können, daß die physiologische Wirkung des Gebrauchs auf den Nerv wesentlich in einer Erhöhung seiner Leitungsfähigkeit für den Erregungsvorgang besteht. Für die übrigen Reizsystemzellen, besonders für den Muskel, gilt offenbar Aehnliches, da wir auch bei ihnen unter Einfluß des Gebrauchs eine Steigerung ihrer Reizbarkeit eintreten sehen.

Das berechtigt nun zu folgendem Raisonnement. Das primitive Protoplasma besitzt, wenn es im Innern eines Zellconglomerates vor stärkeren chemischen und mechanischen Reizen gesichert ist, eine mäßige Reizbarkeit. Rhythmische Reizungen durch feinere Bewegungen (Licht, Wärme, Schall, Druckschwankungen 2c.) erhöhen allmählich die Reizbarkeit des von ihnen getroffenen Protoplasmas unter gleichzeitiger chemischer und morphologischer Veränderung in eine Reizsystemzelle. Diese Umwandlung tritt in jeder Binnenzelle ein, die sich durch einen fädigen Ausläufer mit gewissen Gränzzellen in Verbindung setzt oder einen fädigen Ausläufer bis nahe unter die äußere Oberfläche des Thierkörpers vorwachsen läßt, so daß sie direct mittelst dieses Ausläufers oder indirect durch die betreffende Gränzzelle von jenen die Außenwelt unaufhörlich durchziehenden Molecularbewegungen getroffen werden kann.

Die Zenithzellen oder primären Gränzzellen sind die Ausgangspunkte des Reizzellensystems.

Damit ist natürlich gesagt, der Anstoß zur Umwandwandlung von Binnenzellen in Reizsystemzellen komme von Außen und wir haben uns zum Beweis für unsere Auffassung nach Vorgängen und sonstigen Thatsachen, die dafür

---

*) Gymnastik und Physiologie. Naturwissenschaftliches Beiblatt der „Neuen Freien Presse“, 1870. — Jaeger, in Sachen Darwin's. Stuttgart, 1874. S. 244.

sprechen, umzusehen. Die Specialarbeiten der Embryologen bieten dafür die capitale in immer weiterer Ausdehnung über das Thierreich sich bestätigende Thatsache, daß die Centraltheile des Nervensystems dem sogenannten äußeren Keimblatt entstammen, das deshalb auch von vielen Forschern Nervenblatt oder Sinnesblatt genannt wird und daß die hiezu bestimmten Zellen diejenigen sind, welche zu allererst im Ei auftreten und zwar in ganz bestimmter Lage nämlich im Zenithpol des Eies, ich nenne sie deshalb die Zenithzellen oder die primären Gränzzellen.

Wir werden in einem folgenden Briefe sehen, in wieferne bei diesen Zenithzellen eigenartige Existenzbedingungen obwalten, hier haben wir es zunächst nur mit der Thatsache zu thun, daß diejenigen Zellen, von welchen die Bildung des Reizzellensystemes ausgeht, Gränzzellen sind, also solche, die der Erregung durch die bekannten Reize direct ausgesetzt sind, beziehungsweise waren. Offenbar geht nun die Sache in der Art weiter, daß diese Zellen (die Ganglienzellen der Nervencentra) fädige Ausläufer in die übrigen Theile des Embryo vorwachsen lassen und daß diese letzteren sich dann theils mit Binnenzellen, theils wieder mit Gränzzellen verbinden und somit deren Umwandlung zu Reizsystemzellen bewerkstelligen.

Neuromuskelzellen der Süßwasserpolypen.

Die zweite Thatsache, die ich für meine Auffassung in's Feld führe, sind die von Kleinenberg bei den Süßwasserpolypen aufgefundenen, von ihm Neuromuskelzellen genannten Gebilde. Für die, welche diese Arbeit nicht kennen, gebe ich kurz das Wesentlichste an. Diese Thiere bestehen nur aus zwei Zelllagen, einer äußeren und einer inneren Gränzzellenschicht. Kleinenberg fand nun, daß die äußeren Gränzzellen zarte, fädige Ausläufer abgeben, die zwischen diesen beiden Schichten hinziehen und contractil sind.

Allerdings da diese Thiere keine Binnenzellen haben, so kommt es zu keiner Systembildung. Allein der Fall ist ein Beweis, daß primäre Gränzzellen die Neigung und Fähigkeit haben, fädige Ausläufer nach

einwärts zu treiben. Damit stimmt auch Folgendes: Je näher man die Epidermiszellen namentlich der Wirbelthiere untersucht, um so häufiger entdeckt man, daß dieselben fädige Fortsätze in die tieferen Schichten haben, so daß wir wohl — soweit Absterben durch Verhornung fehlt — eine allgemeine Tendenz der äußeren Gränzzellen, fädige Fortsätze in die Tiefe zu senden, annehmen dürfen und wenn wir nach der Ursache fragen, so dürfte folgender Satz Vieles für sich haben: Wenn ein Protoplasmastück in rhythmischer Weise von geradlinig fortschreitenden zarteren Molekularbewegungen getroffen wird, so führen dieselben zur Bildung von fädigen Ausläufern in der Richtung der Reizbewegung und zwar sowohl in der Richtung nach vorwärts als unter Umständen in der nach rückwärts, d. h. dem Reiz entgegen, über welch' letzteren Fall ich bei Betrachtung der Sinneszellen noch einmal sprechen werde.

Ich schalte ein: Alles, was ich hier über die Ursachen der Gewebsdifferenzirung sage, bedarf noch des zwingenden Beweises, es sind Betrachtungen, die sich aus der Vergleichung des bisher Bekannten ergeben. Ich veröffentliche sie nicht, um Dogmen aufzustellen, sondern um eine Anregung für die Detailforschung zu geben und wenn mir Jemand eine bessere Erklärung für die Gewebsdifferenzirung angibt, so werde ich sie mit größtem Dank annehmen.

Wenden wir uns zu den Verschiedenheiten unter den Reizsystemzellen, um zu untersuchen, ob auch hier den morphologischen und chemisch physikalischen Unterschieden solche in den Existenzbedingungen entsprechen.

Leistungs- und Leitungszellen.

Der wichtigste Unterschied ist der zwischen den Anfangs- und Endzellen und den Verbindungszellen des Reizsystems. Die Letzteren sind die Nervenfäden, die ersten setzen sich zusammen aus den Sinneszellen, Ganglienzellen, Muskelfasern, Drüsenzellen, elektrischen und Leuchtzellen. Der Unterschied in den Existenzbedingungen dieser zwei Gruppen besteht darin, daß die Nervenfäden den durch den Reiz erzeugten Erregungsvorgang nur fortpflanzen, während

in den Endzellen die einleitenden und die Schlußvorgänge der Reizcirculation stattfinden. Bringen wir die Sache auf einen noch einfacheren Ausdruck, in den Anfangs- und Endzellen findet die Umwandlung einer Molekularbewegung in eine andere statt, was ich eine Leistung nenne. In den Anfangszellen d. h. den Sinneszellen werden die molekularen Bewegungen der Außenwelt in jene eigenthümliche elektrische Stromesschwankung umgewandelt, die wir als den Erregungsvorgang im Protoplasma besonders durch die Arbeiten von Dubois Reymond kennen gelernt haben. In den Endzellen kommt dieser Erregungsvorgang wieder zum Stillstand d. h. er wird in anderartige Bewegung umgewandelt, indem er Affinitätsbewegungen auslöst, die wesentlich Oxydationen oder sonst eben Sättigungen von stärkeren Affinitäten sind und einerseits die Bildung von neuen stofflichen Verbindungen (Secretionen) herbeiführen, andererseits Spannkräfte in freie Bewegungen (Contraction, Wärme, Lichtbewegung und elektrische Entladungen) umwandeln. Noch kürzer gesagt: die Anfangs- und Endzellen sind Herde der Kräfteumwandlung, also „Leistungszellen", die Nervenfäden nur Leitungsdräthe also „Leitungszellen" und das ist begreiflich eine außerordentliche Differenz in den Existenzbedingungen.

Dem entspricht nun auch der große Unterschied in formeller und chemischphysikalischer Beziehung. Voran stelle ich die von der Experimentalphysiologie nachgewiesene Thatsache, daß die Nervenfäden (von den Ganglienzellen spreche ich nicht, die sind Endzellen) im Gegensatze zu den Leistungszellen einen auffallend geringeren Stoffwechsel und eine meist größere Leitungsfähigkeit für den Erregungsvorgang besitzen, im Nerv der Wirbelthiere beträgt z. B. die Fortpflanzungsgeschwindigkeit circa 30 Meter in der Secunde, im willkürlichen Muskel dagegen c. 1 Meter, in der glatten Muskelfaser ist sie noch weit geringer aber ziffermäßig noch nicht ermittelt. Dieser vorwaltend leitenden Thätigkeit der

Nervenfäden entspricht einmal ihre außerordentliche Länge und Fadenform, dann die große Gleichartigkeit ihres Protoplasmas, denn nur mit den stärksten Vergrößerungen erkennt man im Nerv feinste Moleküle: es ist als ob alle Hindernisse für die Leitung des Erregungsvorgangs, also alle größeren Protoplasmakörner aus dem Wege geräumt worden seien. Endlich stimmt damit die linienförmige Anordnung der noch übrig gebliebenen feinsten Körner. Gebrauchen wir ein Bild: die Nervenfäden gleichen gut ausgefahrenen Straßen, in welcher alle Steine des Anstoßes und der Reibung durch den Gebrauch beseitigt oder, besser gesagt, bis zur Unschädlichkeit verkleinert und die Reste fahrgeleise-ähnlich in lineare Ordnung gebracht sind. Dem gegenüber gleicht das Protoplasma anderer Zellen mit seinen zahlreichen groben Körnern einer holprigen Gebirgsstraße, auf der große Gesteinsbrocken regellos zerstreut sind, zum Beweis, daß sie selten benützt wird. Das Vorliegende will ich jedoch als etwas mehr denn als ein Bild betrachtet wissen und zwar in folgender Weise:

Nervenentstehung.

Wenn man beim lebenden Thiere einen Nerven durchschneidet, so daß er außer Gebrauch gesetzt wird, so verliert er allmälig seine Leitungsfähigkeit unter sichtbarer Veränderung seines Protoplasmas: es wird körnig getrübt. Umgekehrt: wenn ein solcher durchschnittener, körnig getrübter Nerv, wie das gewöhnlich geschieht, wieder mit dem centralen Stumpf zusammenwächst, so beginnt eine allmälige Verkleinerung der Körner unter allmäliger Wiederherstellung der Reizleitungsfähigkeit, die vom centralen Ende desselben allmälig zum peripherischen fortschreitet.

Diese durch zahlreiche Forscher bestätigten Vorgänge beweisen für's Erste auf das Unwiderleglichste, daß das Nervenprotoplasma bezüglich der Fortexistenz in seiner eigenartigen Beschaffenheit und Fähigkeit daran gebunden ist, daß es in rhythmischer Weise von Erregungsvorgängen durchzogen wird. Ich gehe nun weiter und sage: Die Wieder herstellung des entarteten Protoplasmas am durchschnittenen

Nerven, wenn es nach der Wiedervereinigung neuerdings in geregelter Weise gereizt wird, beweist, daß die rhythmische Reizung nicht nur Existenzbedingung für das Nervenprotoplasma, sondern auch die primäre Entstehungsursache ist, worüber unten Näheres.

Für's Zweite: Die Thatsache, daß die Wiederherstellung des entarteten Nerven nach der Wiederverwachsung vom Centrum nach der Peripherie hin stattfindet, beweist, daß auch beim Embryo die Bildung des Reizzellensystems vom Gehirn und Rückenmark ausgeht, was wir schon oben aus anderen Gründen aufgestellt haben.

Drittens: Die Wiederverwachsung durchschnittener Nerven erfolgt, wenn man ein Stück ausgeschnitten hat, dadurch, daß der mit dem Nervencentrum in Verbindung gebliebene Stumpf sich verlängert. Dies bestätigt unseren obigen Satz, daß die Erregungsvorgänge ein Auswachsen des Protoplasmas in der Richtung des Ganges der Erregung bewirken.

Viertens: Die Erfahrungen am durchschnittenen Nerven zeigen einen innigen Zusammenhang zwischen der Größe der Protoplasmakörper und der Leistungs- und Leitungsfähigkeit für den Erregungsvorgang, den ich mir so zu deuten erlaube:

Einfluß der Protoplasmakörner auf Leitung und Leistung.

Das primitive Protoplasma hat die Fähigkeit und Neigung, in sich Stoffe (Albuminate, Fette 2c.) in Körnchenform abzulagern. Diese Körner bilden für Erregungsvorgänge eine Art Reibungshinderniß, und je größer und zahlreicher die Körner sind, um so geringer ist die Leitungsfähigkeit für den Erregungsvorgang. Auf der anderen Seite findet in solchen Zellen, welche der Fortpflanzung des Erregungsvorganges größere Hindernisse bereiten, auch eine ausgiebigere Umsetzung des Erregungsvorganges in derartige Bewegungen (Wärmebewegungen, Contractionen, Secretionen 2c.) statt und derartige Zellen sind dann vorzugsweise Leistungszellen. Ist dagegen das Protoplasma einer Zelle sehr feinkörnig, mithin das Hinderniß für die

Leitung sehr gering, so leitet es zwar besser, aber auf der anderen Seite findet auch ein geringerer Umsatz des Erregungsvorganges in anderartige Bewegungen (Wärmebewegungen Contractionen, Secretionen ꝛc.) statt, und eine solche Zelle ist dann vorwaltend *Leitungszelle*. Daher erklärt sich der Mangel der Contraction, der geringe Stoffumsatz und die geringe Wärmeentwicklung im Nerven. Daraus ergibt sich, daß Leistungsfähigkeit und Leitungfähigkeit eines Protoplasmas im Verhältniß der Ausschließung zu einander stehen, und ob ein Protoplasma mehr *leistend* oder mehr *leitend* ist, hängt von dem Maß der Leitungswiderstände, d. h. von der Größe und Zahl der Protoplasmakörner ab. Nehmen wir einen Vergleich aus der Mechanik: Ein gut geschmiertes Rad wird die ihm mitgetheilte Bewegung leicht leiten, dafür aber wenig anderweitige Bewegung, Wärme, Elektricität ꝛc. erzeugen und sich wenig abnützen, d. h. wenig secerniren. Bereiten wir aber seiner Umdrehung, d. h. der Fortleitung der mechanischen Bewegung Hindernisse durch Reibungswiderstände, so vermindert sich die Geschwindigkeit der Bewegung, während gleichzeitig und in gleichem Maße Wärme, Elektricität ꝛc. auftreten und der Abnützungsbetrag (die Secretion) größer wird.

Theorie der Uebung.

Von hier aus gelangen wir nun auch zu einem Verständniß der Thatsache, daß die Wirkung der *Uebung*, d. h. eines *rhythmischen Gebrauchs* auf den Nerven in einer Zunahme der Leitungsfähigkeit besteht. Wenn ein Protoplasmastrang in rhythmischer Weise anhaltend von einem Erregungsvorgang durchzogen wird, so wirkt dies allmälig verkleinernd und verzehrend auf die Protoplasmakörner und weil diese Leitungswiderstände sind, so nimmt die Leitungsfähigkeit mit der Uebung zu. Um nun dem Unterschied gegenüber den Leistungszellen gerecht zu werden, müssen wir hinzufügen: Diese Umwandlung *gemeinen* Protoplasmas in *leitendes* Protoplasma erfolgt nur dann, wenn dasselbe so mit einem anderen Protoplasmastück (Muskel-, Drüsenzelle, Ganglienzelle ꝛc.) verbunden ist, daß

der Erregungsvorgang auf letzteres übergeleitet wird und erst darin zur endlichen Hemmung kommt. Im Gegensatze zu dem leitenden Protoplasma des Nerven hätten wir dann das grobkörnige Protoplasma der Endzellen ein hemmendes und deshalb leistendes zu nennen.

Unterschied zwischen Sinneszellen und anderen Leistungszellen.

Wenden wir uns nun zu den so auffallende Verschiedenheiten zeigenden Sorten der Leistungszellen, so kommen wir zunächst zu einer Abspaltung der Sinneszellen von den übrigen Leistungszellen. Sie stehen insofern unter ganz eigenartigen Existenzbedingungen, als sie allein von den unter dem Namen der Sinnesreize bekannten Einwirkungen der Außenwelt direct getroffen werden, alle anderen Leistungszellen (die Ganglienzellen nicht ausgenommen) nur von dem Erregungsvorgang im Nerven, der etwas ganz Eigenartiges, von jenen äußeren Reizen Verschiedenes ist, nämlich eine negativ elektrische Stromesschwankung. Das dürfen wir wohl als eine hinreichende Ursache für die formellen und functionellen Eigenthümlichkeiten der Sinneszellen ansehen. Bezüglich der formellen möchte ich jedoch noch Folgendes anführen:

Sinneszellen.

Eine allerdings nicht für alle Sinneszellen geltende Eigenthümlichkeit ist, daß sie der Reizquelle einen stäbchenartigen Fortsatz entgegenstrecken; dieses erinnert ohne Weiteres an die Protoplasmafortsätze, welche wir unter der Gestalt von Flimmerhaaren oder Wimpergeiseln ꝛc. bei den Gränzzellen der verschiedensten Thiere finden. Wir könnten also sagen: Wenn Gränzzellen, deren Protoplasma seine Reizbarkeit noch nicht eingebüßt hat (durch Verhornung oder Verschleimung), von zarteren Reizen getroffen werden, so strecken sie dem Reiz Fortsätze entgegen, welche, wenn es sich um ein Durcheinander von Reizsorten handelt, zu schwingenden Haaren, andernfalls, d. h. wenn nur einerlei Reizsorte einwirkt, zu Hörstäbchen, Sehstäbchen, Geschmacksstäbchen oder Riechstäbchen werden. Hierher möchte ich auch noch die bei den Gliederthieren auftretenden äußerst mannigfaltigen Gränzzellen-Fortsätze herrechnen, die als Gift-

haare, Tasthaare, Haare überhaupt, Schuppen ꝛc. bekannt sind. Die eigenthümliche Abweichung dieser Gebilde von den Flimmerhaaren und Sinneszellen anderer Thiere läßt sich einfach auf die chitinogene Disposition des Gliederthierprotoplasmas zurückführen. Auch die Nesselzellen der Cölenteraten rechne ich hierher.

Die specifische Energie der Sinneszellen.

Das oben Gesagte führt uns nun auch noch zum Verständniß der formellen und functionellen Unterschiede zwischen den verschiedenartigen Sinneszellen. Es ist Thatsache, daß die Sehzellen eine besonders hohe Erregungsfähigkeit für Lichtbewegung, die Hörzellen für Schallschwingungen, die Riechzellen für Affinitätsbewegungen gasförmiger Stoffe, die Geschmackszellen für solche von tropfbar flüssigen Flüssigkeiten, die Tastzellen für Wärme- und Druckschwankungen haben. Man nennt diese Fähigkeit die specifische Energie dieser Endzellen. Diese steht nun in unleugbarem Zusammenhang mit den Existenzbedingungen der betreffenden Sinneszellen. Die Sehzellen sind so gelagert, daß sie nur von Lichtschwingungen getroffen werden können, nicht aber von Riech- und Geschmackstoffen, oder von Wärmeschwankungen, oder von regelmäßigen, plötzlichen Druckschwankungen, oder von Schallschwingungen; die Hörzellen können ebenso nur von Schallschwingungen getroffen werden, alle anderen Reize sind ausgeschlossen. Das Gleiche gilt für die Geruchszellen. Bei Geschmacks- und Tastzellen besteht keine solche Ausschließung aller anderen Reize, allein dem entsprechend ist auch ihre specifische Energie nicht so ausgesprochen entwickelt, wie bei den übrigen Sinneszellen. Daraus möchte ich mit Zuversicht den Satz ziehen: die Differenzirung der verschiedenen Sinneszellen mit ihren specifischen Energien beruht auf der Differenz ihrer Existenzbedingungen, d. h. darauf, daß jede nur für eine bestimmte Reizsorte (d. h. den adäquaten Reiz) zugänglich ist.

Ganglienzellen.

Unter den übrigen Leistungszellen müssen wir zuerst die Ganglienzellen d. h. die inneren Endzellen oder Durch-

gangszellen des Nervensystems besprechen. Auf der einen Seite handelt es sich um ihre Aehnlichkeit in namentlich functioneller Beziehung mit den Sinneszellen. Diese läßt sich auf zweierlei Umstände zurückführen: erstlich auf Gemeinschaftlichkeit der Abstammung, sie sind beide Abkömmlinge des äußeren Keimblattes, zweitens auf eine Aehnlichkeit in den Existenzbedingungen. Wenn wir die bei vielen wirbellosen Thieren unläugbar vorkommenden unipolaren Ganglienzellen außer Betracht lassen, so sind sie strenggenommen keine Endzellen, sondern Durchgangszellen für den Erregungsvorgang. In einer Drüsenzelle, Muskelzelle, Leuchtzelle u. s. w. kommt der Erregungsvorgang vollständig zur Hemmung, in allen bi- und multipolaren Ganglienzellen ist die Hemmung nur eine theilweise, ein anderer Theil der Bewegung wird und zwar wahrscheinlich jedesmal in centrifugaler Richtung fortgeleitet. Ich sage „wahrscheinlich jedesmal", trotzdem z. B. nicht jeder Empfindung eine Bewegung oder Absonderung folgt, denn das Ausbleiben der Wirkung ist, seit man den Gegensatz von Beschleunigungsnerven und Hemmungsnerven kennt, kein Beweis dafür, daß der von den Sinneszellen kommende Erregungsvorgang in den Ganglienzellen der Centraltheile zur Ruhe kommt. Die Aehnlichkeit zwischen Ganglienzellen und Sinneszellen in den Existenzbedingungen besteht also darin, daß der in ihnen stattfindende Erregungsvorgang von ihnen abgeleitet wird, der Unterschied zwischen beiden dagegen darin, daß die Sinneszellen, wie oben ausgeführt, von den Bewegungen der Außenwelt, die Ganglienzellen von dem Erregungsvorgang im Nervenfaden getroffen werden.

Die specifische Energie der Ganglienzellen.

Bekanntlich spricht man denjenigen Ganglienzellen, welche die Herde der Empfindung sind, gleichfalls den Besitz der specifischen Energie zu. Hiefür möchte ich dieselben Ursachen anführen, wie für die specifische Energie der Sinneszellen. Allerdings scheint hiegegen das zu sprechen, daß sie alle gleichmäßig von dem Erregungsvorgang in den Nerven getroffen werden und daß es der Experimentalphysiologie

bis jetzt nicht gelungen ist, einen Unterschied in den Erregungsvorgängen der verschiedenartigen Sinnes- und sonstigen Nerven nachzuweisen. Diesem Einwand möchte ich entgegenhalten, daß wir trotzdem auch aus anderen Gründen eine solche Verschiedenheit annehmen müssen, denn sonst sind die Thatsachen der Sinnesphysiologie nicht erst im Gehirn, sondern schon unmittelbar hinter dem Sinnesorgan unbegreiflich. Es muß eine gewisse Uebereinstimmung zwischen der Qualität des Reizes und dem durch ihn in Nerven ausgelösten Erregungsvorgang bestehen und eine solche ist aus folgenden Gründen denkbar. Nach der Entdeckung von *Helmholtz*, daß das im tetanisirten Muskel entstehende Geräusch auf die *Zahl* der von den Centralorganen durch den Muskelnerven ausgeübten Reizstöße zurückzuführen ist, liegt folgende Annahme nahe. Die als Reize wirkenden Bewegungen (Schallwellen, Lichtwellen, Wärmeschwingungen ꝛc.) unterscheiden sich bekanntlich durch ihre *Schwingungszahlen*. Die Reizung der Sinneszellen durch sie können wir uns füglich nicht anders vorstellen, als daß jeder Einzelnschwingung ein Einzelnanstoß entspricht und jedem solchen Anstoß eine Erregungswelle im Nerven. Sollte nun nicht die Besonderheit des Erregungsvorganges in den verschiedenen Nerven darauf beruhen, daß z. B. der Erregungsvorgang im Muskelnerven, wie *Helmholtz* fand, aus 19·5 Wellen in der Secunde, der Erregungsvorgang im Sehnerven aus so viel Billionen Wellen, der im Hörnerven aus so viel hundert Wellen besteht, als der erregende Lichtstrahl oder der erregende Ton Wellen besitzt? *Ohne eine solche Annahme ist die feinabgestufte qualitative Uebereinstimmung zwischen den Reizen und der durch sie hervorgerufenen Empfindungen schlechterdings nicht zu begreifen.* Nehmen wir sie dagegen an, so eröffnet sich die Aussicht, die physiogenetische Differenzirung der Centraltheile des Gehirns bis in die geheimsten Winkel des Seelenorgans zu verfolgen, ein Unternehmen, für das allerdings jetzt noch viel zu wenig Grundlagen vorhanden sind.

Innervirte Drüsenzellen.

Von den im Rest bleibenden Leistungszellen sind zuerst diejenigen Drüsenzellen abzuspalten, die so wie die Speichelzellen der Wirbelthiere mit Nerven in Verbindung stehen. Ihr Unterschied von den Muskelzellen, Leuchtzellen und elektrischen Zellen beruht einmal auf dem Unterschied der Abstammung; die ersteren entstammen dem Darmdrüsenblatt, die letzteren dem mittleren Keimblatt. Zweitens handelt es sich um einen dauernden Unterschied in den Existenzbedingungen, denn die Drüsenzellen sind bleibend Gränzzellen, die ihre Umsatzproducte einseitig nach außen oder in innere Hohlräume abgeben und einseitig ernährt werden, während die drei anderen Zellensorten dauernd Binnenzellen sind, die rundum von Ernährungsflüssigkeit bespült werden und ihre Umsatzproducte nur an diese abgeben können. Dem entspricht der Unterschied in der Leistung: Bei den Drüsenzellen überwiegt die secretorische Leistung über die Auslösung von Bewegungen (kinetische Leistung), weil die erstere nicht gehemmt ist, denn das Secret kann frei abfließen. Bei den anderen ist es umgekehrt: Bei ihnen ist die secretorische Thätigkeit beschränkt durch Beschaffenheit und Druck der Ernährungsflüssigkeit, deshalb überwiegt die kinetische Leistung.

Leuchtzellen und elektrische Zellen.

Gehen wir an die Differenz zwischen Muskelzellen, Leuchtzellen und elektrischen Zellen, so läßt uns hier die Detailforschung ziemlich im Stich, da wir über die Leuchtzellen und die elektrischen Zellen sehr wenig wissen. Aus der Thatsache, daß die zwei letzteren Zellsorten nur bei einigen wenigen Thieren vorkommen, die Muskelzellen dagegen allgemein sind, muß geschlossen werden, daß bei Bildung der ersteren anererbte specifische Protoplasmaqualitäten in Betracht kommen, die sich zunächst unserer Beurtheilung entziehen. Bei den Leuchtzellen läßt sich auch noch der Abstammungsunterschied geltend machen. Bei den Insecten gehören sie dem Fettkörper an, der sich aus dem Gefäßblatt entwickelt. Bei den niederen Seethieren scheinen allgemein die Geschlechtsorgane die Leuchtzellen zu beherbergen und diese gehören jedenfalls einer anderen Schichte an, als die Mus-

keln und die elektrischen Zellen. Uebrigens bemerke ich, daß es bei den Leuchtzellen noch nicht ausgemacht ist, ob sie mit dem Nervensystem in Verbindung stehen.

Ueber den Unterschied zwischen den elektrischen und Muskelzellen läßt sich Folgendes bemerken. Während die Muskelzellen nur mit einzelnen Nervenprimitivfasern in Verbindung stehen, treten an die elektrischen Organe der Fische äußerst zahlreiche und starke Nerven, denen in den Centraltheilen kolossale Ganglienzellen entsprechen, wir dürfen deshalb wohl die ungleiche Innervationsstärke für die Ausbildung dieses Unterschiedes verantwortlich machen, womit freilich die Frage nicht gelöst, sondern nur von der Peripherie in's Centrum verlegt ist. Nähere Aufschlüsse sind also nur von der Entwicklungsgeschichte der Nervencentra der betreffenden Fische zu erwarten.

Muskelzellen.

Zum Schluß müssen wir noch auf die Muskelzellen besonders eingehen, denn derer gibt es bei den höheren Thieren zwei erheblich verschiedene Sorten und wenn wir die niederen Thiere dazu nehmen, so werden die Sorten noch zahlreicher. Um nicht so weitschweifig zu werden, bleiben wir bei den höheren Thieren. Der Hauptunterschied ist hier der zwischen quergestreiften und glatten Muskelfasern. Daß diesem erhebliche Unterschiede in den Existenzbedingungen entsprechen, springt sofort in die Augen. Nach dem Gesetz von dem lawinenartigen Anschwellen des Erregungsvorganges in den Nerven haben Muskeln, die von langen Nerven gereizt werden, stärkere Erregungen zu bestehen, als solche, die mit kurzen Nerven in Verbindung sind. Dieser Unterschied besteht in der That zwischen den von langen Hirn- und Rückenmarksnerven regierten willkürlichen Muskeln und den glatten Fasern des Darmes, der Gefäßröhren und Drüsencanäle, deren Erregung von den zahlreichen in den betreffenden Organen zerstreuten nur mit kurzen Fädchen versehenen Ganglien ausgeht. Damit stimmt auch die geringe Kraft der Contraction der glatten Fasern gegenüber der Contractionsstärke der quergestreiften. Hiezu kommt, daß bei

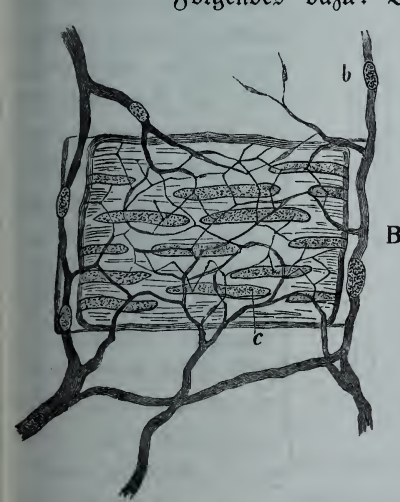
Unterschied zwischen glatten und quer gestreiften Muskeln.

den Wirbelthieren die Nerven der quergestreiften Muskeln starke doppelt contourirte Fäden sind, die der glatten Muskeln dagegen äußerst feine Primitivfibrillen, von denen offenbar auch unter sonst gleichen Umständen nie eine so starke Erregung ausgehen kann, wie von den doppelcontourigen Nerven. Weiter dürfen wir nicht vergessen, daß die Willenserregungen an und für sich heftiger sind, als die von obigen Ganglien des Eingeweide-Nervensystemes ausgehenden, und zu diesem Unterschied in der Stärke kommt noch der Unterschied in der Häufigkeit der Erregung.

Für die Anschauung, daß Stärke und Häufigkeit der Erregung bei der Differenzirung der beiden Muskelsorten mitwirken, spricht weiter die Beschaffenheit der Herzmuskeln der Wirbelthiere. Trotzdem, daß sie von kurzfädigen Ganglien regiert werden, gleich den glatten Fasern, ist ihr Protoplasma doch quergestreift, denn unter allen Muskeln sind sie am unablässigsten erregt. Ferner stimmt Folgendes dazu: Während die Muskelfasern der lebhaften Gliederthiere und Wirbelthiere sehr schön und deutlich quergestreif sind, besitzen die trägen Mollusken, Polypen und Eingeweidewürmer nur glatte Muskelfasern.

Fig. 49.

A

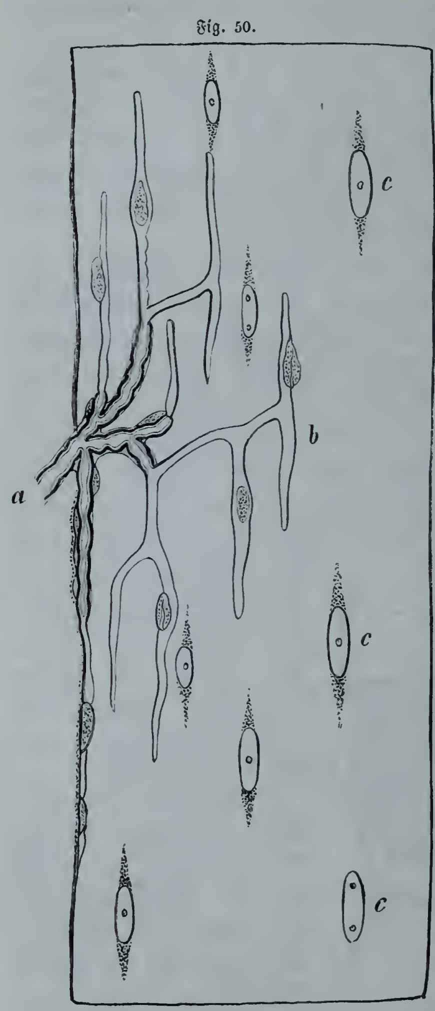


A. Nervenendigung in den glatten Muskelfasern (Querschnitt) vom Uterus des Schafs, B. ebenso aber Längsansicht aus der Muskelhaut einer kleinen Pulsader. Vergrößerung 600fach. Nach F. Arnold in S. Strickers Handbuch der Gewebelehre.

Einen weiteren erheblichen Unterschied bildet die Art und Weise, in welcher sich die Nervenfasern mit den beiden Muskelsorten verbinden. Bei der glatten Muskelfaser dringt nach Arnold und Frankenhäuser die feine Nervenfibrille in die Zelle und den Kern ein und verbin-

det sich mit dem Kernkörperchen (siehe Fig. 49); bei der quergestreiften Faser endigt der Nerv mit einem sogenannten Nervenhügel, der dem Muskelprotoplasma anliegt oder wurzelartige Fortsätze zwischen dasselbe einschiebt, die sich nach Kühne mit einem Theil der in den Muskelfaden eingestreuten Muskelkörperchen verbinden (siehe Fig. 50) Es ist klar, daß im letzteren Fall der Erregungsvorgang viel directer, mithin stärker auf das Muskelprotoplasma überspringen kann, als im ersten Fall, in welchem er zuerst das Kernkörperchen trifft, von hier den Kern und erst in dritter Instanz das eigentliche Protoplasma Daraus erklärt sich auch der Unterschied, daß der quergestreifte Muskel, sich fast plötzlich zusammenzieht (Pause = 0,01 Sec.), während bei der glatten Muskelfaser zwischen der Nervenreizung und der Zusammenziehung ein bis mehrere Secunden verstreichen.

Fig. 50.



Nervenendigung im quergestreiften Muskel vom Frosch (der Deutlichkeit wegen sind die Querstreifen des Muskelcylinders nicht abgebildet) a. die doppelcontourirte Nervenfaser, b. ihre einfach contourirte Endverzweigung im Innern, c. die Muskelkerne. Nach W. Kühne in S. Strickers Handbuch der Gewebelehre.

Damit erledigt sich

auch ein Einwand, den man meiner auf pag. 229 u. ff. entwickelten Auffassung von dem Einfluß der Protoplasmakörner auf die Fortpflanzung des Erregungsvorgangs machen könnte und zwar deßhalb, weil die die Erregung so langsam fortpflanzende glatte Muskelzelle ein weit feinkörnigeres Protoplasma hat, als der rasch leitende quergestreifte Muskelfaden mit seinen großen Fleischprismen. Die Sache klärt sich einfach so auf, daß bei dem letzteren der Erregungsvorgang direct auf das zwischen den Fleischprismen liegende Protoplasma überspringt, mithin sofort zur Geltung kommen kann, während bei den glatten Muskelfasern der Eintritt des Erregungsvorgangs in das Kernkörperchen die Ueberwindung mehrfacher Widerstände nöthig macht. Daß sich trotzdem bei der glatten Muskelfaser keine großen Protoplasmakörner bilden, dürfte auf eine geringere Ernährung hinweisen und eine solche darf angenommen werden, weil die Gefäßentwicklung in den glatten Muskeln eine notorisch dürftigere ist, als in den quergestreiften.

Die Querstreifung Muskeln.

Nun noch ein Wort über den eigenthümlichen Protoplasmabau im quergestreiften Muskelfaden, der eben mit dem Wort Querstreifung bezeichnet wird. Während nämlich bei den übrigen Protoplasmasorten (den Nerven ausgenommen) die Körner regellos in der Grundmaße zerstreut sind, liegen sie hier in äußerst regelmäßigen Reihen sowohl nach der Länge als nach der Breite.

Aus der Thatsache, daß auch im Nervenfaden, wie schon früher hervorgehoben, die Protoplasmakörner in Längsreihen geordnet sind, möchte ich den Schluß ziehen, daß diese Anordnung auch hier dieselbe Bedeutung hat wie im Nerv. Der geradlinig vorschreitende Erregungsvorgang schafft sich im Protoplasma geradlinige Bahnen, d. h. schiebt die als Hindernisse fungirenden Protoplasmakörner so aus dem Wege, daß sie ebenfalls geradlinig liegen. Wir können also auch hier von der Fahrgeleisebildung durch den Erregungsvorgang sprechen. Damit ist freilich nur die lineare Anordnung der Fleischprismen in der Längsaxe nicht aber

auch die in der Quere erklärt. Hiefür kann man zunächst nur die absolut gleiche Größe der Fleischprismen anführen, die aber freilich selbst wieder erklärt werden müßte, worüber ich keine Vermuthung auszusprechen wage. Wohl aber möchte ich bezüglich der absolut bedeutenden Größe der Fleischprismen auf die intensive Ernährung der Muskeln durch das sie allseitig umspinnende Blutgefäßnetz und darauf hinweisen, daß durch die Contractionen die Blutcirculation in der Muskelsubstanz beschleunigt, und so eine intensivere Ernährung herbeigeführt wird, als dies unter sonst gleichen Umständen bei ruhenden nicht contractilen Zellen der Fall ist.

Lagerungsunterschied zwischen Muskel und Nerv.

In Bezug auf die Lagerung besteht ein eigenthümlicher Gegensatz zwischen Nerv und Muskel, der eine Besprechung verdient. Wenn wir von den mannigfaltigen Lageveränderungen absehen, welche Muskeln und Nerven in den späteren Entwicklungsstadien des Thierkörpers durch das ungleiche Wachsthum der einzelnen Körpertheile erfahren, wenn wir sie also in statu nascenti betrachten, so liegt die Längsaxe der Muskelfasern immer parallel der Oberfläche des Thierkörpers oder des betreffenden Organs, zu dem sie gehören; um mich kürzer auszudrücken, *ihre Längesaxe liegt in der Ebene der concentrischen Schichten.* Die Nerven dagegen haben in erster Instanz eine radiäre Richtung, sie durchbohren die Schichtungsebenen unter einem Winkel, verhalten sich also so wie die Markstrahlen in einer Holzpflanze. Diesem Lagerungsunterschied entspricht auch die eigenthümliche Verbindungsweise von Muskel und Nerv. Alle Forscher geben an, daß der Letztere *seitlich* sich an den Muskelfaden ansetzt und nie findet sich eine Angabe daß der Nerv an die Spitze einer Muskelfaser herantrete. Da die Größe des Insertionswinkels nichts zur Sache thut, so sage ich: *die Axen von Muskel und Nerv stehen rechtwinklig zu einander.* Dies bedingt einen weiteren Unterschied in den Existenzbedingungen von Muskel und Nerv: den ersteren durchzieht der Erregungsvorgang von einem Ende zum andern, den Muskel dagegen trifft derselbe

seitlich und schreitet von der getroffenen Stelle nach zwei entgegengesetzten Richtungen fort. Dies ist unstreitig ein weiterer Beitrag zum Verständniß der großen Unterschiede in der formalen Beschaffenheit und Function des Protoplasmas dieser beiden Gewebssorten.

Außerdem kommen wir hierdurch vielleicht an die Erklärung einer anderen histogenetischen Frage. Allem nach betheiligen sich an der Herstellung des Nervensystems nicht blos Gränzzellen, welche sich durch fädige Ausläufer mit einander verbinden, sondern es werden auch Binnenzellen herangezogen und in Nerven umgewandelt, insbesondere scheint dies für viele in den Nervenverlauf eingeschaltete Ganglienzellen namentlich die sympathischen zu gelten, obwohl das von anderen Forschern noch bestritten wird. Da erhebt sich nun die Frage: warum wird von den mit den primären Nervenfäden in Verbindung tretenden Binnenzellen ein Theil zu Zwischennervenzellen, der andere Theil zu Muskelfäden? Diese Frage möchte ich nach obigem dahin beantworten:

Form und Größe der Muskelzellen.

Wenn eine Zelle mit ihrer Spitze oder mit der Spitze eines fädigen Ausläufers an einen primitiven Nervenfaden heranwächst und mit ihm verschmilzt, so daß sie jetzt von dem Erregungsvorgang stets in einer einzigen durchgehenden Richtung durchzogen wird, so verwandelt sie sich in eine Nervenzelle; verschmilzt dagegen eine gestreckte Zelle seitlich mit einem primären Nervenfaden, so daß der Erregungsvorgang sie nach zwei entgegengesetzten Richtungen durchzieht, so wird sie zur Muskelzelle.

Weiter ist folgende Frage bezüglich der Form und Größe der Muskelzellen aufzuwerfen. Nach meiner oben auseinandergesetzten Theorie wird die Muskelzelle zu einer solchen erst durch den Einfluß der Nervenfaser, die sich mit ihr in Verbindung gesetzt hat, sie ist also vor Eintritt dieser Verbindung noch keine Muskelfaser, sondern eben eine Embryonalzelle vom Charakter der Binnenzellen. Verdankt sie nun ihre bedeutende Größe, ihre gestreckte Form und ihre Lage mit der Längsaxe parallel der Oberfläche, dem Einfluß der

Innervation oder hatte sie diese Größe, Gestalt und Lage schon vorher und bezieht sich der Einfluß der Innervation nur auf die Umwandlung ihres Protoplasmas? Diese Frage wäre direct zu beantworten, wenn uns die Embryologen darüber Aufschluß geben würden, in welchem Stadium sich die Muskelzelle in dem Augenblick befindet, in welchem der Nervenfaden an sie heran wächst. Da wir das nicht erfahren, so sind wir auf die Vergleichung angewiesen. Diese zeigt uns bei den Pflanzen, daß die Binnenzellen in einer gewissen Region ganz unabhängig von den Einflüssen einer Innervation die Tendenz haben, in ganz bestimmten sich rechtwinkelig kreuzenden Ebenen zu Cylindern oder gestreckten Spindeln auszuwachsen. Es drängt sich unwillkürlich jedem die große Uebereinstimmung in Gestalt, Größe und Lagerung zwischen den Muskelfasern der Thiere und dem Prosenchymzellen der Pflanzen auf und nicht nur diese Uebereinstimmung fordert unser Nachdenken heraus, sondern auch Folgendes. Dem axialen Markcylinder der höheren Pflanzen entspricht der axiale Knorpelcylinder der jungen Wirbelthiere nach Lage, Größe und kugliger Form seiner Zellen. Diesen axialen Cylinder umgibt bei Thier und Pflanzen ein Mantel aus langgestreckten großen mit ihrer Längsaxe ganz bestimmte Richtungen einschlagenden Zellen, hier Muskelzellen, dort Prosenchymzellen. Darauf folgt hier wie dort ein Mantel von kleinen mehr oder weniger isodiametrischen Zellen, nämlich die Gränzzellen. Diese Uebereinstimmung kann keine zufällige sein und nach dem Satz, daß ähnliche Wirkungen auf ähnliche Ursachen schließen lassen, halte ich mich für berechtigt zu folgender Auffassung:

Parallele zwischen Thier und Pflanze.

In einem wachsenden aus vielen Zellen bestehenden organischen Körper finden auf dem Querschnitt folgende Differenzen der Existenzbedingungen statt.

Reizungsdifferenz.

In der Peripherie bewirken die äußeren Reize, daß die Zellen ihr Wachsthum mit lebhaften zu Theilungen führenden Bewegungen bewerkstelligen und deshalb zahlreich, klein

und isodiametrisch bleiben. Im Inneren, wo diese Reizungen fortfallen, führt das Wachsthum weniger zu einer Vermehrung der Zellzahl als zu einer Vergrößerung der Zellen.

Druckdifferenzen.

Ferner stellt sich, worüber schon pag. 189 berichtet wurde, die zu den Erscheinungen der Gewebespannung führende allmählige Zunahme des Ausdehnungsbestrebens von der Oberfläche nach der Tiefe ein, die zu einer weiteren Differenzirung führt. Die mit der Gewebespannung gegebenen Druckkräfte wirken nämlich nicht auf allen Punkten des Quer- und Längsschnittes gleichmäßig, sondern im Centrum beziehungsweise in der Axe ist der Druck rundum gleich stark, abseits der Axe ist er einseitig, weil wie wir früher sahen, der Druck von der Axe ausgeht. Diesen verschiedenen Druckverhältnissen entspricht eine Verschiedenheit der Zellform: Die centralen Zellen (Markcylinder der Pflanzen, Knorpellage bei den Wirbelthieren) behalten als Ausdruck des von allen Seiten gleichmäßigen Drucks eine mehr oder weniger kuglige (besser gesagt isodiametrische) Gestalt, die excentrisch liegenden zeigen entsprechend der einseitigen Druckwirkung ein einseitiges Auswachsen in einer bestimmten Richtung, die offenbar durch den Druck gegeben ist. Der Druckrichtungen sind es dreierlei rechtwinklig auf einander stehende: Die radiale vom Centrum gegen die Peripherie, die meridianale von Pol zu Pol, die äquatoriale, die wie die vorige parallel der Oberfläche geht, aber sie rechtwinklig durchkreuzt. Alle diese drei Druckrichtungen sind, wenn auch nicht bei jedem Organismus vollständig durch Zellen der mittleren Lage repräsentirt: Die radiale durch die Markstrahlen der Holzpflanzen, die meridianale durch die parallel der Längsaxe ausgewachsenen Prosenchymzellen der Pflanzen und die Längsmuskelfaser-Schichte bei den Thieren, endlich die äquatoriale durch die Ringmuskelfaser-Lage bei den Thieren.

Wirkung der Vererbung.

Diese Auseinandersetzung muß jedoch die Einschränkung erfahren, daß eine solche Differenzirung eines Zellcomplexes in drei Schichten, von denen die äußere und innerste aus

17*

isodiametrischen sogenannten Parenchymzellen, die mittlere aus den gestreckten Prosenchymzellen besteht, den niederen Thieren und niederen Pflanzen fehlt, also eine gewisse anererbte Protoplasmabeschaffenheit voraussetzt, die sich vorläufig nicht definiren läßt, doch werden wir später bei der Erklärung des Knorpels und in einem folgenden Brief bei Erklärung der Entstehung der Rückensaite der Wirbelthiere, der Sache einigermaßen näher treten.

Warum fehlt den Pflanzen das Reizzellensystem?

Zum Abschluß der Betrachtung der Reizsystemzellen drängt sich mir noch eine Frage auf, die dem ausschließlich in den hergebrachten Bahnen der Specialforschung sich Bewegenden vielleicht sonderbar erscheint: „Warum mangelt den Pflanzen ein System von Reizleitungszellen, wie es die Thiere in ihrem mit Muskeln, Drüsen &c. verbundenen Nervensystem haben?“ Einmal gehört die Stellung solcher Fragen entschieden her, wenn man einen klaren Einblick in die Verschiedenheit von Thier- und Pflanzenreich haben will, ich speciell aber stelle sie, um daran die Richtigkeit meiner Theorie von der Entstehung des Reizzellensystems der Thiere zu prüfen. Meine Theorie fußt darauf, daß gewisse Gränzzellen des Thierkörpers die Fähigkeit haben, äußere Reizungen mit dem Hervorwachsen eines in die Tiefe dringenden, mit andern Zellen verschmelzenden, fädigen Ausläufers (primitiver Nervenfaden) zu beantworten. Ich sage nun: bei den Pflanzen kommt es zu keinem Reizzellensystem, weil die Pflanzenzellen die Fähigkeit, solche fädige Ausläufer zu treiben, nicht haben. Dies rührt davon her, daß die Pflanzenzelle sofort nach ihrer Entstehung sich mit einer unnachgiebigen Kapsel von Holzfaser (Cellulose) umgibt. Unsere Aufgabe besteht darin, den ganzen Entwicklungsgang und die endliche Organisation des fertigen Wesens auf angeborene Eigenthümlichkeiten des Keimprotoplasmas und auf die eigenthümlichen Entwicklungsbedingungen zurückzuführen. Das thue ich, indem ich sage: Der ganze Entwicklungsgang und die endliche Organisation der Pflanzen im Gegensatz zum Thier beruht auf der cellulosigenen

Disposition des pflanzlichen Protoplasmas d. h. seiner Eigenschaft sich sofort mit einem erstarrten Cellulosehäutchen zu umgeben.

Einfluß der spezifischen Protoplasmadisposition.

So führe ich den Unterschied in Bau und Organisation der Gliederfüßler (Insecten, Krebse ꝛc.) gegenüber den Wirbelthieren darauf zurück: die ersteren haben ein Protoplasma mit chitinogener, die letzteren ein solches mit keratogener und mucigener Disposition, d. h. die chemische Zusammensetzung des Protoplasmas der Insecten ist derart, daß es in Berührung mit atmosphärischer Luft eine Chitinschichte ausscheidet, das Protoplasma der Wirbelthiere ist so zusammengesetzt, daß es in trockener Luft sich in Hornstoff, in feuchter Luft oder in wässrigen Lösungen in Schleimstoff umwandelt. So werden wir bei der Erklärung der Organisation der Mollusken, Polypen, Wurzelfüßer u. s. w. von kalkabscheidender (calcigener), bei den Kieselschwämmen, Radiolarien u. s. w. von kieselabscheidender (silicigener) Disposition ihres Protoplasmas zu reden haben, wenn uns auch bis heute kein Chemiker sagen kann, in welchen besonderen Mischungsverhältnissen des Protoplasmas diese verschiedenen Dispositionen, das eine Mal Cellulose, das andere Mal Chitin, das dritte Mal Kalk oder Kiesel oder Hornstoff oder Schleimstoff auszuscheiden, beruhen. Wir werden darauf noch einmal zurückkommen.

Vegetative Zellen

Diejenigen Binnenzellen, welche sich dem System der Reizcirculation nicht angeschlossen haben und die ich deshalb, weil sie im Thierkörper blos ein vegetatives Leben führen, vegetative Binnenzellen (im Gegensatz zu den vegetativen Gränzzellen) nennen will, unterscheiden sich von den vorigen, wie schon früher bemerkt, durch eine entschieden geringere Erregungs- und Leistungsfähigkeit, durch die Neigung Kittsubstanzen (flüssige oder feste) abzusondern und in gestaltlicher Beziehung dadurch, daß sie wenig Neigung haben, sich weit von der ursprünglichen kugligen Zellengestalt zu entfernen.

Wandernde und festsitzende Vegetativzellen.

Ihren Existenzbedingungen nach zerfallen sie zunächst in zwei Hauptgruppen: die wandernden und die fest-

sitzenden. Diesem Unterschied entspricht es, daß die ersteren durch eine entschieden längere Zeit den pag. 313 geschilderten Embryonalzellencharakter der farblosen Blutkörperchen bewahren. Eben weil sie auf ihrer Wanderung bald unter diese bald unter jene Existenzbedingungen zu stehen kommen, weder von äußeren Reizen noch von angränzenden Zellen direct beeinflußt werden, so leidet ihr primitiver universeller Charakter nicht so schnell Noth, wie bei den an die Scholle Gefesselten, die, um mich eines bildlichen Ausdruckes zu bedienen, rasch „verbauern."

Flottwerden der Wanderzellen.

Die nächste Frage ist natürlich die, warum die eine Gruppe von Zellen frei wird, während die andere an ihrem Entstehungsort festgehalten werden. Diese Frage kann zunächst nur dahin beantwortet werden, daß bei der Entwicklung des Embryo im Bereich des mittleren Keimblattes Höhlungen entstehen, die sich mit einer Flüssigkeit füllen. Wenn die, die Höhle begränzenden Embryonalzellen sich durch Theilung parallel der Gränzfläche der Höhlen vermehren, so wird es nicht ausbleiben können, daß wenigstens ein Theil der an die Höhle gränzenden Theilstücke in die Höhle hineinfällt und jetzt in der Höhlenflüssigkeit frei schwimmt. Bei den niederen Thieren entsteht ein derartiger Hohlraum zur Aufnahme der Wanderzellen durch die Trennung des mittleren Keimblattes in eine Hautmuskelschichte und eine Darmmuskelschichte, es ist das die sogenannte allgemeine Leibeshöhle oder, wie ich sie genannt habe *), das Perigastrium. Bei den Wirbelthieren ist der Vorgang ein anderer. Hier schwellen isolirte Zellen des mittleren Keimblattes zu großen blasigen Gebilden an, unter Vermehrung der Kerne in der aus Protoplasma bestehenden Zellwand. Von der Innenseite der letzteren scheiden sich Zellen ab, welche ins Innere der Blase fallen und die Blutkörperchen vorstellen. Dadurch, daß diese Blasen Ausläufer hervorstülpen, die mit denen benachbarter Blasen verschmelzen und in sie sich öffnen, kommt es zur Bildung eines Hohlraumnetzes mit Wanderzellen ge-

*) Lehrbuch der allgemeinen Zoologie.

füllt, das als Blut- und Lymphgefäßsystem den ganzen Thierkörper durchzieht.

Die Blutzellenbildung bei den Wirbelthieren.

Ueber die Ursache dieser merkwürdigen Umbildung von Embryonalzellen in blutkörperchenhältige Blasen läßt sich allenfalls Folgendes sagen: Nach dem, was ich pag. 177 über die Zellgröße gesagt habe, läßt sich annehmen, daß die in der Mitte zwischen äußeren und inneren Gränzzellen liegenden Zellen, die wir also als die centralsten zu betrachten haben, in Folge dieser ihrer Position sich excessiv vergrößern und zwar unter Vacuolenbildung. Es stimmt damit überein, daß auch die in der gleichen Position im Körper sich befindenden Fettkörperzellen der Insekten zu den größten Zellen dieser Thiere gehören. Darnach handelte es sich hier um einen Act der concentrischen Differenzirung: die äußersten Zellen (außen und innen) würden zu Gränzzellen, die darunter liegenden zu Muskelzellen und die im Centrum liegenden zu Blutkörperchencysten oder Fettkörperzellen. Um mit den Embryologen zu sprechen: Der Embryo spaltet sich in ein äußeres und inneres Gränzzellenblatt, in ein äußeres und inneres Muskelblatt und in ein zwischen den beiden letzteren liegendes Gefäßblatt, dessen Zellen die angegebene Umwandlung erfahren. Die Kernvermehrung hat ihre Analogie in der Kernvermehrung einer anderen Binnenzellensorte, der quergestreiften Muskelzellen. Da übrigens dieser Modus der Keimblätterbildung noch mehrfach angefochten wird, auch die Bildung der Blutgefäße und ihres Inhaltes nur bei wenigen Thierarten genauer beobachtet ist, so hat die obige Darstellung noch keine sichere Grundlage.

Die Sorten der Wanderzellen.

Was die Differenzen unter den Wanderzellen selbst betrifft, so sind bei den kurzlebigen niederen Thieren keine erheblicheren nachzuweisen, sie besitzen nur die schon pag. 313 zur Genüge geschilderten farblosen Blut- oder Lymphkörperchen. Bei den langlebigen Wirbelthieren dagegen stellt sich ein weiterer Unterschied ein. Einmal findet in gewissen Organen des Körpers (Knochenmark, Milz, Lymphdrüsen 2c.) eine stete Neubildung solcher Wanderzellen statt, die durch

den Lymphstrom abgeschwemmt werden und in die Blutgefäßröhren gelangen, wo sie farblose Blutkörperchen genannt werden. Gelingt es ihnen, die Gefäßwand zu durchbohren, und zwischen die Gewebe zu gelangen, so findet eine der pag. 313 angedeuteten Metamorphosen oder Uebergang in Eiter statt; sofern es ihnen aber — und dies ist der gewöhnliche Fall — nicht gelingt, auszuwandern, erfahren die Eiweißstoffe ihres Protoplasmas die Umwandlung in Haemoglobin (Blutfarbstoff) und aus der Zelle ist ein gefärbtes Blutkörperchen geworden, das keiner weiteren Metamorphose fähig ist.

Noch einmal die specifische Protoplasmadisposition.

Hier drängt es mich, noch einmal auf die für einzelne Thierclassen specifische, anererbte chemisch-physikalische Beschaffenheit des Protoplasmas zurückzukommen. Die Haemoglobin-Erzeugung ist eine specifische Leistung des Wirbelthierprotoplasmas, denn wenn auch bei einigen wenigen wirbellosen Thieren gefärbte Blutkörperchen entdeckt worden sind, so scheint doch der Farbstoff derselben kein Haemoglobin zu sein. Weiter ist charakteristisch, daß nicht blos die gefärbten Blutkörperchen Haemoglobin enthalten, sondern daß auch die rothe Farbe der Wirbelthiermuskeln Haemoglobin ist. Wenn wir ferner wissen, daß die in anderen Zellsorten des Wirbelthierkörpers vorkommenden Farbstoffe, und zwar wahrscheinlich alle, sich aus dem Blutfarbstoff entwickeln, so können wir sagen: Die Blutfarbstoff-Erzeugung ist nicht blos eine specifische, sondern eine allgemeine Eigenschaft des Wirbelthierprotoplasmas, die, wie wir wissen, an die Gegenwart eines besonderen Elementes, des Eisens, gebunden ist.

Diese haemoglobigene Disposition des Wirbelthierprotoplasmas entspricht somit der chlorophyllogenen des Pflanzenprotoplasmas.

Differenzirung des Thierreiches.

Dies und das früher in gleicher Richtung Gesagte trägt unläugbar dazu bei, unsere Vorstellung von der Vererbung und unsere Vorstellung von der Differenzirung des Thierreiches in verschiedene Typen und Classen klarer zu machen. Die Ausbildung des Körpers eines Thieres wird beherrscht

durch eine bestimmte, anererbte chemisch-physikalische Beschaffenheit des Keimprotoplasmas; diese Beschaffenheit ist bei den verschiedenen Arten, Gattungen, Familien, Classen, Typen &c. eine specifische und wir können sie für die großen Abtheilungen bereits auf einen gewissen, freilich nur symptomatischen Ausdruck bringen und zwar etwa in folgender Weise:

Die Thatsache, daß z. B. aus dem Keime eines Wirbelthieres immer wieder ein Wirbelthier entsteht, beruht darauf, daß das Protoplasma des Keimes dieselbe chemisch-physikalische Beschaffenheit hat, die allem Protoplasma des Erzeugers zukommt. Diese Beschaffenheit äußert sich in der Fähigkeit zur Bildung von Hornstoff (keratogene Disposition), Blutfarbstoff (haemoglobigene Disposition), elastischer Substanz (elastigene Disposition) und Leimstoff (collagene und chondrigene Disposition); bei den höheren Wirbelthieren gesellt sich hiezu die ossigene Disposition (Fähigkeit zur Ablagerung von Knochenerde), die nur den Knorpelfischen fehlt.

Phylogenetisch können wir uns so ausdrücken: Die Wirbelthiere verdanken ihre Entstehung einer chemisch-physikalischen Umwandlung des allgemeinen Protoplasmas in ein solches von keratogener, haemoglobigener, elastigener, colla- und chondrigener und schließlich ossigener Disposition. Hiebei verweise ich auch auf das, was ich später über die Entstehung der Rückensaite sagen werde.

Es wird nun Sache der vergleichenden Thierchemie sein, durch vergleichende Analyse der Eier oder auch des erwachsenen Gesammtkörpers der verschiedenen Thiergruppen diese zunächst nur symptomatische Diagnose auf exacte, in Zahlen ausdrückbare Mischungsverhältnisse zurückzuführen. Dies wird allerdings nur sehr unvollständig gelingen, bis wir die Constitutionsformel des Eiweißes gefunden und die zweifellos ganz erstaunlich mannigfaltigen Isomerien der Eiweißverbindungen kennen gelernt haben. Betrachten wir auf der einen Seite die hohen Atomzahlen, welche die bei den Albuminaten bisher allein mögliche Elementaranalyse liefert, und

auf der anderen Seite die zahlreichen Isomerien, welche die neuere Chemie bei Stoffen von weit geringerer Atomzahl gefunden hat, halten wir dazu, daß die wenigen Eianalysen bereits sehr erhebliche Mischungsunterschiede zwischen den Eiern verschiedener Thiere nachgewiesen haben, so dürfen wir mit Ruhe dem Zeitpunkte entgegensehen, in welchem die Lehre von der Vererbung aus dem sie bis dato noch verhüllenden metaphysischen Nebel herausgelöst und von der vollen Sonne chemisch-physikalischer Forschung beleuchtet werden wird.

Fortdauer der Wanderzellenerzeugung.

Nach dieser Abschweifung sind der fortdauernden Erzeugung von Wanderzellen im Wirbelthierkörper noch einige Worte zu widmen. Der Herd dieses Vorganges ist, soweit man bisher weiß, neben dem rothen Knochenmark das sogenannte adenoide Gewebe der Lymphdrüsen. Wenn wir früher die farblosen Blutkörperchen mit den Embryonalzellen in Parallele gebracht haben, so dürften wir auch berechtigt sein, das adenoide Gewebe mit einem Embryonalzellengewebe zu vergleichen. In der That, wenn wir die lose in den Maschen eines zarten Fasernetzwerks liegenden, von primären Lymphströmchen umzogenen, einer gewissen Unabhängigkeit von einander sich erfreuenden Zellen dieses Gewebes betrachten, so läßt sich nicht verkennen, daß die Existenzbedingungen derselben einige Aehnlichkeit mit den ersten Furchungsproducten des Eies haben, solange die noch wenig zahlreichen Zellen einen lockeren, von saftführenden Intercellulargängen durchzogenen Zellenhaufen darstellen. Bei dem ebenfalls Wanderzellen erzeugenden rothen Knochenmark müssen wir an die axiale Lage dieses Gewebes erinnern und auf das verweisen, was ich später von den Knorpelzellen hierüber sagen werde, denn das rothe Knochenmark tritt ja, was die Schichtenfolge betrifft, genau an die Stelle des embryonalen Knorpels. Ueberhaupt müssen wir auf die Wanderzellen noch einmal zurückkommen, wenn wir die erste Sorte der seßhaften Vegetativzellen besprochen haben werden.

Seßhafte Vegetativzellen.

Die wichtigsten Sorten der seßhaften Vegetativ-

zellen sind die verschiedenen Sorten der Bindegewebs- zellen, die Fettkörperzellen der Insecten und die Geschlechtszellen. Ueber die Fettkörperzellen der Insecten habe ich mich schon oben dahin geäußert, daß die Eigenartigkeit der Existenzbedingungen zum Theil in der centralen Lage derselben zwischen Darmschlauch und Hautmuskelschlauch zu suchen ist. Sie sind eben seßhaft gebliebene, nicht in das Reizzellensystem einbezogene Zellen des mittelsten Keimblattes und beschränkt auf eine einzige Gruppe von Thieren, weshalb zu ihrer Erklärung auch noch die specifische Beschaffenheit des Insectenprotoplasmas und nicht blos die Eigenartigkeit ihrer Existenzbedingungen gehört; mit anderen Worten: Während die Fähigkeit, sich in eine Muskelzelle zu verwandeln, eine allgemeine Eigenschaft alles thierischen Protoplasmas ist, kommt die Fähigkeit, sich in eine Fettkörperzelle zu verwandeln, nur dem specifischen Insectenprotoplasma zu.

a) Fettkörperzellen der Insecten.

Etwas Aehnliches gilt nun auch für das Bindegewebe. Bei den Insecten finden wir nichts, was sich mit dem Bindegewebe der Wirbelthiere schicklicherweise vergleichen ließe, wohl dagegen bei Molluſken, Quallen, Stachelhäutern &c. Es kommt also auch hier die specifisch Protoplasmadisposition in Betracht, weiter aber läßt sich über die Existenzbedingungen Folgendes sagen:

Alle Binnenzellen, welche weder mit dem Reizzellensystem in Verbindung getreten, noch gleich den Wanderzellen flott geworden sind, werden bei den Insecten zu Fettkörperzellen, bei den übrigen Thierclassen zu Bindegewebszellen, welch' letztere sich dadurch auszeichnen, daß sie die Neigung haben, festwerdende Kittsubstanzen abzusondern, die entweder concentrische Lagen um sie bilden (Knorpelzellen), oder zu einem gemeinschaftlichen Stroma werden, in das die Zellen eingebettet sind; ich möchte dies Neigung zu plastischer Secretion plastogene Disposition nennen und aussprechen, daß wir hier eine Pflanzenähnlichkeit vor uns

b) Bindegewebszellen.

haben, die namentlich bei den Knorpelzellen deshalb groß wird, weil sie wie die Pflanzenzellen öfter Vacuolenbildung und rotirende Protoplasmacirculation zeigen. Nach dieser Auffassung läge also der wahre Grund für die Metamorphose von embryonalen Binnenzellen zu vegetativen darin, daß ihnen nicht das Glück zu Theil geworden ist, in das Reizzellensystem einbezogen worden zu sein. Mit dem Wegfall der rhythmischen Erregungen sind sie zu einer blos vegetativen Thätigkeit ähnlich einer Pflanzenzelle verurtheilt, die sich wie bei der letzteren in der Abscheidung von festwerdenden Intercellularsubstanzen (bei der Pflanze Holzfaserkapsel, beim Thier elastische collagene oder chondrigene Umhüllungen) und Intracellularsubstanzen (bei der Pflanze Stärkemehl, Fett ꝛc., bei dem Thier Fett ꝛc.) äußert.

Warum wurden die Bindegewebszellen nicht in das Reizzellensystem einbezogen?

Ueber die noch weitergehende Frage, warum diese Zellen nicht in das Reizzellensystem einbezogen worden sind, kann man sich etwa so aussprechen: Die ersten zur großen Gruppe der Bindegewebszellen gehörigen Zellen, die wir im Embryo der Wirbelthiere auftreten sehen, sind die Knorpelzellen der Rückensaite (chorda dorsalis), eines in der Medianebene des Thieres unter der Anlage des Rückenmarkes liegenden Zellenstranges, der dem mittleren Keimblatt angehört. Während die rechts und links davon liegenden Zellen des mittleren Keimblattes zu Muskeln, Ganglienzellen ꝛc. werden, offenbar durch das Einwachsen von Nervenfäden aus dem Rückenmark, wird die Chorda zu einem Knorpelstrang. Wir können hier nur sagen, daß eben aus der Rückenmarksanlage die Nervenfäden nur nach den Seiten und nicht nach der Tiefe hin auswachsen, also die hier liegenden Chordazellen von ihnen nicht erreicht werden. Die jetzt auftauchende Frage, warum die Ganglienzellenausläufer nur die seitliche Richtung einschlagen, weist auf die concentrische Differenzirung hin: dieselben wachsen in der Schichte, welche sie erreicht haben und die ihnen wegen der daselbst herrschenden Existenzbedingungen am besten zusagt, d. h. in der Muskelschichte fort.

Weiter muß gesagt werden, daß es geradezu ein Wunder wäre, wenn bei der Bildung des Reizzellensystems durch die auswachsenden Ganglienzellenausläufer alle Binnenzellen getroffen würden. Dies ist eben so wenig wahrscheinlich und möglich, als daß alle Gränzzellen mit Nervenenden in Verbindung treten und zu Sinneszellen umgewandelt werden.

Isolirte und verbundene Bindegewebszellen.

Wenden wir uns nun zu den Unterschieden unter den Bindegewebszellen selbst, von denen jedoch nur die auffallendsten betrachtet werden sollen. Auf der einen Seite stehen nämlich die mehr oder weniger kugligen, ganz isolirten Knorpelzellen und die ähnlichen, welche das sogenannte zellig-blasige Bindegewebe mancher Wirbellosen z. B. der Mollusken, Krebse ꝛc., bilden; ich nenne sie die isolirten Bindegewebszellen. — Auf der anderen Seite die mit schlanken, oft verzweigten Protoplasmaausläufern versehenen, sternförmigen, spindelförmigen oder bandförmigen Zellen des fibrillären Bindegewebes, deren Protoplasmafortsätze wohl immer mit denen der benachbarten Zellen verschmelzen, so daß ein Zellnetzwerk entsteht — ich nenne sie die verbundenen Bindegewebszellen.

Wenn wir all das zu Rathe ziehen, was die Specialforscher über die Bildung von Knochen, Bindegewebe, Sehnen ꝛc. mittheilen, so läßt sich folgende Vermuthung äußern. Die Metamorphose in isolirte Bindegewebszellen trifft solche Embryonalzellen, welche an Ort und Stelle eingekapselt und so in der freien Bewegung ihres Protoplasma gehindert werden, während solche Zellen, denen eine sehr weiche oder längere Zeit halbflüssige Intercellularsubstanz die Hervortreibung von wurzelfußartigen Protoplasmafortsätzen gestattet, zu Zellen der zweiten Gruppe werden. Die Vorgänge bei der Verknöcherung des Wirbelthierknorpels zeigen, daß auch die Knorpelzelle diese Umwandlung in sternförmige verbundene Bindegewebszellen noch erfährt, sobald sie durch Verflüssigung der sie einkapselnden Knorpelgrundsubstanz

befreit wird. Wir können also sagen: wenn eine vegetative thierische Zelle sofort fest eingekapselt wird, gestaltet sie sich zur Knorpelzelle, behält sie dagegen eine gewisse Freiheit der Bewegung, so erfolgt die Umwandlung in eine Bindegewebszelle mit Protoplasmafortsätzen — oder, wenn ihre Bewegung vollständig frei wird, in eine Wanderzelle.

Warum bleiben die Knorpelzellen isolirt?

Ehe wir die Consequenz dieses Satzes ziehen, ist die Frage aufzustellen: „warum werden die isolirten Zellen sofort eingekapselt, während die verbundenen in ihrer Bewegungsfähigkeit weniger gehemmt sind, wie ist das auf die Existenzbedingungen zurückzuführen?"

Diese Frage ist natürlich nur aus der Entwicklungsgeschichte zu beantworten und da scheint mir die Thatsache Licht zu geben, daß die Differenzirung der Knorpelanlagen des Skelettes offenbar früher erfolgt, als die der verbundenen Bindegewebszellen. Dieß gilt einmal unter allen Umständen von den Zellen der Rückensaite, denn bei ihrem Auftreten ist von ächtem Bindegewebe keine Spur vorhanden. Wie es mit letzterem beschaffen ist, wenn die übrigen Skelettknorpel sich differenziren, ist aus den Angaben des Embryologen nicht mit Sicherheit zu entnehmen, allein alles spricht für die Priorität des Knorpelgewebes beim Embryo. Darin läge nun schon eine Differenz der Existenzbedingungen, denn daß diese bei einem jüngeren Embryo nicht ganz die gleichen sein werden, wie bei einem reiferen, liegt auf der Hand. Ich möchte namentlich auf Folgendes hinweisen: Je reifer der Embryo ist, um so mehr haben wir mit den Bewegungen der Muskelzellen zu rechnen und sie mögen es verschulden, daß da, wo sich diese Bewegungen äußern, kein neuer Ansatz von Knorpel mehr stattfinden kann.

Axiale Lage der Knorpelzellen.

Der zweite Punkt ist die axiale Lage der Knorpelzellen, von der wir schon pag. 241 gesprochen haben. Wir sehen dort, daß man sich nicht enthalten kann, die Knorpelaxe einer Wirbelthiergliedmaße mit dem Markcylinder höherer Pflanzen nach Lage, Zellform 2c. zu vergleichen.

Zu der axialen Lage der Gliedmaßenknorpel stimmt auch die axiale Lage der aus Knorpel bestehenden Rückensaite und des Brustbeinknorpels. Bei den Anlagen der Rippenbögen scheint es zwar auf den ersten Blick nicht zuzutreffen und doch ist das Verhältniß derselben zu den Wirbelplättchen ganz dasselbe axiale wie das der Rückensaite, letztere liegt in der Mitte zwischen einem rechten und linken Wirbelplättchen, erstere in der Mitte zwischen einem vorderen und hinteren.

Ursache der Differenzirung der Knorpelzellen und der verbundenen Bindegewebszellen.

Wie haben wir nun das alles zu deuten? Die Lösung liegt wohl in dem ganz charakteristischen Lagerungsverhältniß der Knorpelanlagen zu den Abschnitten der Muskularis. Letztere sondert sich bekanntlich schon frühzeitig beim Embryo in einzelne regelmäßig gelagerte Zellgruppen (die Embryonalanlagen der Myocommata) und die Knorpel entstehen überall in den Zwischenräumen derselben. Diese Zwischenräume sind offenbar die Orte im Embryo, wo eine gewisse Ruhe herrscht. Diese Auffassung ergibt sich namentlich aus der Betrachtung des Entstehungsortes der ersten Knorpelanlage, nämlich der Rückensaite. Diese bildet sich im Zenith und der Medianlinie des Embryonalschildes, wo sich alle die schiebenden und ziehenden Kräfte als Schwerkraft und Gewebsspannung das Gleichgewicht halten, worauf wir im folgenden Briefe noch einmal zurückkommen werden und so kommen wir zu derselben Auffassung wie bezüglich des Markcylinders der Pflanzen und der knorpligen Gliedmassenaxe auf pag. 241: derlei Gewebe entsteht da, wo die Kräfte sich das Gleichgewicht halten und deßhalb eine gewisse Ruhe herrscht. Aehnliche Ruhepunkte sind ohne Zweifel die Zwischenräume zwischen den Segmenten der Muskularis. So kommen wir denn unter Hinzunahme des über den Reifegrad des Embryo gesagten zu der Anschauung: da, wo Ruhe herrscht, werden festsitzende Embryonalzellen des mittleren Keimblattes zu Knorpelzellen, da wo eine gewisse Bewegung stattfindet, entstehen die Bindegewebszellen mit Protoplasmafortsätzen. Hiebei handelt es

sich um eine doppelte Wirkung der Bewegung 1. ist sie ein Bewegungsreiz für die Zellen, der sie zur Aussendung von Protoplasmafortsätzen veranlaßt, 2. hemmt sie das Festwerden des von den Zellen ausgeschiedenen Zellkittes, dem es deshalb nicht gelingt, die Zellen so einzukapseln, wie es den Knorpelzellen ergeht.

Wir sagen jetzt so: Eine völlig ruhig liegende Binnenzelle wird zur Knorpelzelle, eine von Bewegungen gereizte zur Bindegewebszelle und eine ganz flott werdende abgeschwemmte zur Wanderzelle.

Entstehungsursache der Rückensaite der Wirbelthiere.

Das Vorstehende bedarf einer Einschränkung, die, wie mir scheint, noch auf eine andere, bisher höchst dunkle Frage ein helles Licht wirft. Die Knorpelbildung ist, abgesehen davon, daß bei einigen Mollusken knorpelähnliche Gewebe vorkommen, eine specifische Eigenthümlichkeit des Wirbelthierkörpers, weshalb wir schon früher von einer colla- und chondrigenen Disposition des Wirbelthierprotoplasmas sprachen und sie der cellulosigenen Disposition des Pflanzenprotoplasmas verglichen. Damit haben wir jetzt auch den richtigen Ausdruck für die Ursache der eigenartigen Entwicklung der Wirbelthiere gegenüber der anderer Thiertypen gefunden. Das erste Anzeichen dafür, daß die Embryonalanlage eines Eies die eines Wirbelthieres ist und nicht etwa die eines Gliederthieres oder eines Weichthieres oder Strahlthieres, ist das Auftreten der Rückensaite und wir werden in einem späteren Briefe zu zeigen haben, daß und wie mit ihrem Auftreten die Entwicklung des Wirbelthierkeimes auf die für sie charakteristische Bahn gedrängt wird, und zwar so, daß wir sagen können: Sobald in einer Keimscheibe eine dauerhafte, nicht wie bei den Tunicaten rasch wieder sich rückbildende Rückensaite entsteht, muß aus dem Keim ein Wirbelthier werden. Die Entstehungsursache für die Rückensaite ist die plastogene (d. h. colla- und chondrigene) Disposition des Wirbelthierprotoplasmas. Sie hat zur Folge, daß in dem Theil der Embryonalscheibe, in welchem sich

die verschiebend wirkenden Kräfte (besonders die Schwerkraft) das Gleichgewicht halten, eine Verlöthung der Keimblätter eintritt und eine Knorpelaxe, die Rückensaite, sich bildet. Der andersartige Entwicklungsgang der übrigen Thiertypen rührt dann davon her, daß ihr Protoplasma keine solche plastogene Disposition besitzt, mithin in der Embryonalscheibe keine solche Axe entstehen kann, trotzdem, daß auch hier die äußeren Bedingungen für ihre Entstehung gegeben sind.

Vererbung.

Diese Erkenntniß ist ein gewiß nicht zu unterschätzender Fortschritt zum Verständniß der Vererbung und Differenzirung des Thierreiches in verschiedene Typen. Mit Bezug auf die Vererbung sehen wir, wie eine bestimmte chemisch-physikalische Disposition des Protoplasmas (die colla- und chondrigene) eine ganz bestimmte Richtung des formalen Entwicklungsganges bedingt, es ist einer der sehr wenigen Fälle, in denen wir einen klaren Einblick in den Zusammenhang von chemischer Zusammensetzung des Protoplasmas und Gestaltung durch die Entwicklung erhalten, was ja das eigentliche Geheimniß der Vererbung ist. Mit Bezug auf die Differenzirung des Thierreiches in verschiedene Typen mit eigenartigen Entwicklungsgängen kommen wir zu der Formulirung, daß es sich bei der Entstehung der Typen um eine Modification der Disposition des Keimprotoplasmas handle, speciell bei der Entstehung der Wirbelthiere um die colla- und chondrigene Disposition. Das scheinen mir fundamentale Fortschritte zur Ausbildung der Entwicklungslehre zu sein.

Differenzirung des Thierreichs.

Nach dieser Abschweifung müssen wir wieder zu den Sorten der Bindegewebszellen zurückkehren, indem wir noch deren eigenthümliche Verwandtschaftsverhältnisse unter einander und zu den Wanderzellen besprechen. Zunächst handeln wir von dem engen Zusammenhang zwischen den Wanderzellen und den fortsatztragenden Bindegewebszellen, der ja auch schon dadurch gegeben ist, daß die primären Wanderzellen, d. h. die farblosen Blutkörperchen die Fähigkeit

Verwandtschaft der Wanderzellen und Bindegewebszellen.

haben, vorübergehend solche Protoplasmafortsätze auszusenden, der Unterschied besteht nur darin, daß bei letzteren diese Fortsätze wieder eingezogen werden können, während bei den ersteren die Fortsätze dauernd bestehen, denn sie sind theils durch die sie umgebende Intercellularsubstanz, theils dadurch fixirt, daß sie mit denen benachbarter Zellen verwachsen sind. Wenn wir nun die Thatsache hinzunehmen, daß die farblosen Blutkörperchen zur Bildung von Bindegewebe zusammentreten, also zu Bindegewebszellen werden können (Narbenbildung), und daß, wie es scheint (bei der Entzündung), Bindegewebszellen unter Einfluß stärkeren Saftzuflusses und gewisser Reize sich vermehren und farblose Blutkörperchen erzeugen können, so dürfte es unter Zuhilfenahme von Beobachtungen über die Entstehung des Gallertgewebes bei niederen Thieren nicht zu gewagt erscheinen, wenn wir an eine Beihilfe der Wanderzellen bei der Erzeugung namentlich des fibrillären Bindegewebes, welches die Lücken zwischen den Muskeln und Nervenfäden — kurz den Reizsystemzellen — erfüllt und sie einhüllt, denken.

Die embryonide Beschaffenheit der Wanderzellen und Bindegewebszellen

Hier muß auch an die schon früher erwähnte Betheiligung der Knorpelzellen an der Knochenbildung und die Erzeugung von Wanderzellen durch das rothe Knochenmark erinnert werden. Diese Vorgänge weisen auf eine innige Verwandtschaft von Wanderzellen, Knorpelzellen, Knochen- und sonstigen verbundenen Bindegewebszellen hin, d. h. darauf, daß eigentlich jede dieser Sorten auch noch in späteren Entwicklungsstufen des Thierkörpers aus der anderen entstehen kann. Aus Knorpelzellen können Knochenzellen, also verbundene Bindegewebszellen werden und aus diesen das wanderzellenproducirende Gewebe des rothen Knochenmarkes. Ebenso können, wie wir oben sahen, Wanderzellen zu Bindegewebszellen werden und umgekehrt Bindegewebszellen durch Vermehrung Wanderzellen erzeugen. Dies läßt sich nur so deuten: Das Protoplasma all' dieser Zellsorten hat eine auch für das Auge sehr ähnliche Beschaffenheit und Fähigkeit, welche unter Beachtung dessen, was ich über die Aehn-

lichkeit von Wanderzellen und Embryonalzellen auf pag. 315 gesagt habe, als embryonide bezeichnet werden kann. Diese Beschaffenheit verdanken sie dem Umstand, daß sie — weil außer Verband mit dem Reizzellensystem — nicht von den metamorphosirend wirkenden durch die Bewegungen in den umgebenden Medien hervorgerufenen rhythmischen Erregungen getroffen werden. Diesem embryoniden Protoplasma stünde dann das differenzirte der Reizsystemzellen und das degenerirte (d. h. rückgebildete) der meisten Gränzzellen gegenüber.

Geschlechtszellene: Schwierigkeit ihrer Erklärung.

Das dunkelste Gebiet und deshalb das unfruchtbarste für die Begründung meiner Theorie ist die Entstehung und Differenzirung der Geschlechtszellen, so daß man sich fast versucht fühlen könnte, sie mit Stillschweigen zu übergehen, allein, um ein Bildniß zu gebrauchen: Wenn eine Theorie etwas nütze sein soll, so muß sie solchen dunklen Gebieten gegenüber die Rolle eines „Dietrichs" spielen können. Von einem Universaldietrich verlangt man, daß er alle Schlösser öffnet, allein der ist leider auf keinem Gebiet gefunden, wir müssen uns überall noch mit „Partialdietrichen" behelfen und mit denselben an den verschiedenen Schlössern, welche die Geheimnisse der Natur bewahren, herumprobiren. Bei solchen Geheimnissen, wie dem vorliegenden, muß man zufrieden sein, wenn der Dietrich auch nur eine Ritze öffnet, durch die man ein klein wenig hinter die Coulissen sehen kann, und das leistet meine Theorie, wie aus dem Nachfolgenden hervorgeht, doch einigermaßen. Freilich wird der Leser sehr bald sehen, daß alle von ihr aus gemachten Erwägungen — denn als etwas Besseres will ich das Folgende nicht bezeichnen — sehr bald auf ein „bis hieher und nicht weiter" stoßen.

Abstammung der Geschlechtszellen.

Dunkel und voller Widersprüche ist gleich der erste Punkt, die Abstammungsfrage. Bei den Wirbelthieren stimmen wohl jetzt die meisten Embryologen dahin überein, daß die Anlagen der Keimdrüsen dem mittleren Keimblatte entstammen, das deshalb auch den Beinamen „germinatives"

hat. Bei den Gliederthieren und Weichthieren dürfte die Frage sich auch zu Gunsten des mittleren Keimblattes erledigen. Damit steht in sonderbarem Contrast der Umstand, daß bei den Coelenteraten, die nur aus zwei Keimblättern, dem äußeren (Exoderm) und dem inneren (Entoderm) bestehen, die Geschlechtszellen Abkömmlinge von Gränzzellen sind und daß die einen Forscher sie ebenso entschieden aus dem Exoderm hervorgehen lassen, als andere aus dem Entoderm.

Verschiedengradige Differenzirungsfähigkeit des Protoplasmas verschiedener Thiertypen und ihre Consequenzen.

Diese Nichtübereinstimmung der Entstehungsherde der Geschlechtszellen scheint sehr gegen meine Auffassung von der Gewebsdifferenzirung durch den Einfluß der Existenzbedingungen zu sprechen, denn ein größerer Gegensatz in den Existenzbedingungen, als der zwischen Binnenzellen und Gränzzellen ist zwischen vegetativen Zellen nicht zu denken. Trotzdem ist die Sache doch nicht so auffällig, als es auf den ersten Blick scheint. Die Abstammung der Geschlechtszellen aus Gränzzellen ist bis jetzt nur bei den niederorganisirten Schwämmen und Coelenteraten beobachtet worden und scheint mir eben mit eine Wirkung der gleichen Ursache, der sie auch ihre niedrige Organisation verdanken. Diese können wir nicht anders bezeichnen, denn als eine geringgradige Differenzirungsfähigkeit ihres Protoplasmas. Am meisten haben mir diesen Umstand die Angaben Häckel's über die Kalkschwämme vor Augen gestellt. Wenn man hier sieht, wie die geiseltragenden Entodermzellen nach Bedürfniß ihre Wimpergeisel einziehen können, wie sie, aus dem Zusammenhange mit ihres Gleichen gebracht, amöboide Fortsätze ausstrecken und umherkriechen, so ist dies ein deutlicher Beweis, daß bei den inneren Gränzzellen dieser Thiere von keiner so weitgehenden Metamorphose des Protoplasmas die Rede ist, wie bei denen der höheren Thiere. Dasselbe gilt auch für das Protoplasma des Exoderms: Dasselbe ist und bleibt amöboides Protoplasma, denn wenn man ein Stückchen isolirt, so wird es sofort zu einem mit Protoplasmaausläufern umherkriechenden Körperchen, das sich von

Kalkschwämme.

den losgelösten, es ebenso machenden Entodermzellen kaum mehr unterscheiden läßt. Endlich ist einfach die Thatsache, daß es diese Thiere zu keiner weiteren Differenzirung ihres Zellgemeinwesens, als zur Bildung von zweierlei, erst noch bezüglich ihrer Protoplasmanatur so ungemein ähnlichen Zellsorten bringen, ein schlagender Beweis für die geringe Differenzirungsfähigkeit ihres Protoplasmas.

Was versteht man nun aber unter geringer Differenzirungsfähigkeit? Nichts anderes, als daß das *Protoplasma aller Zellen des erwachsenen Thieres nur äußerst wenig sich von dem Protoplasma der Embryonalzellen unterscheidet*, oder, um ein früheres Wort zu gebrauchen, ein „*embryonides*" ist.

Dadurch hat der Unterschied im Entstehungsherd der Geschlechtszellen zwischen Coelenteraten und den höheren Thieren seine ganze Auffälligkeit verloren. Wir sagen: Geschlechtszellen können nur aus solchen Zellen werden, welche sich ein „embryonides" Protoplasma bewahrt haben. Bei dem geringer Differenzirung fähigen Protoplasma der niederen Thiere geht bei der Gewebsdifferenzirung der embryonide Charakter in *keinem der Keimblätter* verloren. Bei dem hochgradig differenzirungsfähigen Protoplasma der höheren Thiere dagegen verlieren die Gränzzellen sowie die Reizsystemzellen die embryonide Beschaffenheit des Protoplasmas vollständig und nur die vegetativen Binnenzellen retten dieselbe — wie wir oben gesehen, als primäre Wanderzellen, Bindegewebszellen und Fettkörperzellen — selbst noch in den erwachsenen Zustand des Thierkörpers hinüber.

Reproduktionsfähigkeit.

Dieser Gesichtspunkt gibt uns einen merkwürdigen Einblick in zwei Thatsachenreihen. Die eine ist die, daß bei den niederen Thieren und gerade bei den Coelenteraten die Fähigkeit, verloren gegangene Körpertheile zu ersetzen (*Reproductionsfähigkeit*), viel größer ist, als bei den höheren Thieren, bei denen sie in letzter Instanz nur noch in der Bildung des Narbengewebes sich äußert. Dies findet einfach seine Erklärung darin, daß niedere Organisation und große

Reproductionsfähigkeit die Folge einer geringen Differenzirungsfähigkeit ihres Protoplasmas sind. Indem es bei den ersteren seinen embryoniden Charakter nicht so vollständig verliert, behalten die verschiedenen Gewebszellen die Fähigkeit, ihres Gleichen zu erzeugen, auch noch beim Erwachsenen, während bei den höheren Thieren, namentlich bei den Wirbelthieren, nur die weißen Blutkörperchen genügende embryonide Fähigkeit sich bewahren, um Substanzverluste zu decken.

Erklärung der verschiedengradigen Entwicklung der Geschlechtsorgane.

Die zweite Thatsachenreihe ist die: Je niedriger organisirt ein Thier ist, umso einfacher und umso rascher abgewickelt sind die Vorgänge bei der Bildung von Keimzellen. Je höher organisirt dagegen die Thiere, umso complicirter sind die Veranstaltungen und umso länger dauert es, bis die Keimzellen fertig sind. Z. B. bei der Entstehung der Keimzellen, aus denen in der Trematodenamme die Cercarien werden, trennen sich einfach die Centralzellen des Körpers von einander und von den Körperwänden, so daß jede gleichsam ein Wesen für sich ist, und entwickeln sich sofort je zu einem neuen Organismus, sogar ohne daß eine Befruchtung nöthig ist. Hier kommt allerdings zu der geringen Differenzirungsfähigkeit des Trematodenprotoplasma überhaupt noch der Umstand, daß die Loslösung der Cercarienkeimzellen auch noch auf einer entschieden „embryoniden" Entwicklungsstufe der Amme erfolgt; die Keime sind mithin eben einfach Embryonalzellen, die, statt sich mit ihren Collegen zur Weiterfortführung des Entwicklungsganges der Amme zu vereinigen, sich emancipiren und je auf eigene Faust sich entwickeln. Erst in dem höher entwickelten und differenzirten Trematoden sind die Veranstaltungen zur Bildung eines keimfähigen Eies complicirter.

Cercarienkeime.

Geschlechtszellenbildung bei den Rundwürmern.

Gehen wir zu den Rundwürmern, so ist die Sache schon nicht mehr so einfach, wie bei der Entstehung der Cercarienkeime: Es tritt eine Partie der Zellen des Perigastriums zu einem vom übrigen Körper zunächst sich emancipirenden Zellconglomerat zusammen und dieses kapselt sich mittelst eines feinen Häutchens ein, gleichsam um sich gegen

differenzirend wirkende Einflüsse zu schützen. Hier reifen dann die sämmtlichen Zellen zu Geschlechtszellen aus.

Geschlechtszellenbildung bei den Gliederthieren.

Noch complicirter wird die Veranstaltung bei den Gliederthieren bezüglich der Eizellen. Ein sehr frühzeitig aus dem Verband mit den übrigen Organen sich ablösendes und durch concentrische Differenzirung sich einkapselndes Zellconglomerat des Perigastriums spaltet sich in eine gewisse Zahl Zellpackete, deren jedes zu einem cylindrischen Strang auswächst und durch ein Hüllhäutchen zusammengehalten ist. Entsprechend der größeren Differenzirungsfähigkeit des Gliederthierprotoplasma, gelingt es nicht (wie bei den Rundwürmern) allen Zellen des Cylinders, ihre embryonide Beschaffenheit zu retten, sondern nur den im Centrum des Cylinders liegenden, die äußeren werden zu Follikelepithel. Zugleich gliedert sich der Cylinder in eine paternosterförmige Kette von Kammern, die Eifollikel, in deren jedem ein Paar große Centralzellen, die Eibildungszellen, zu liegen kommen.

Geschlechtszellenbildung bei den Wirbelthieren.

Bei den Wirbelthieren werden die Veranstaltungen noch höher complicirt, namentlich je höher wir wieder bei ihnen aufsteigen. Während bei den Gliederthieren die Eierstocksröhren frei ins Perigastrium hängen, bergen sie sich bei den höheren Wirbelthieren in der Dicke eines schützenden bindegewebigen Stromas. Weiter genügt die Bildung einer in zusammenhängende Eifollikel gegliederten Röhre nicht, die Follikel lösen sich völlig von einander und werden zu kugligen, ringsum geschlossenen Blasen, jede mit Zellen gefüllt, deren centralste die Eizelle ist, die übrigen erfahren die Umwandlung in Follikelepithel. Bezüglich des Letzteren genügt wieder eine einfache Lage nicht mehr, das Follikelepithel wird mehrschichtig und so die Eizelle noch weiter vor den differenzirenden Einflüssen geschützt, bis endlich die Complication in der Bildung der Graaf'schen Follikel der Säugethiere mit ihrem das Ei einschließenden discus proligerus den höchsten Grad erreicht hat.

Rettung des embryoniden Charakters bei den Geschlechtszellen.

Fassen wir das Gesagte zusammen: Bei den einzelligen Thieren gibt es gar keine Protoplasmadifferenzirung, ihr Protoplasma bleibt stets völlig embryonal; bei den nächst höheren Thieren findet eine geringe Differenzirung statt zu der von mir als embryonid bezeichneten Beschaffenheit und zwar so, daß fast alle Zellen des Körpers embryonides Protoplasma behalten. Bei den Enteraten bewahren nur die Centralzellen, d. h. die des mittleren Keimblattes embryonides Protoplasma und zwar umso leichter, je geringer die Differenzirungsfähigkeit des Protoplasmas überhaupt ist. In dem Maße aber, in welchem diese zunimmt, müssen, um mich zur Abwechslung einmal teleologisch auszudrücken, die zu Keimzellen, insbesondere aber die zu Eizellen bestimmten Embryonalzellen, eingekapselt werden, um sie vor den differenzirenden Einflüssen zu schützen und den embryoniden Charakter ihres Protoplasmas zu retten.

Differenzirung des Thierreichs in verschiedene Organisationsstufen.

So gewinnen wir jetzt auch eine präcisere, freilich vorläufig wieder nur symptomatische Vorstellung von der Differenzirung des Thierreiches in verschiedene Organisationsstufen: Es handelt sich bei der Erzeugung der Stufenleiter höherer Organisationen um eine allmälige Steigerung der Differenzirungsfähigkeit des Keimprotoplasmas. Ich erinnere in dieser Beziehung nur an das, was ich pag. 248 über die Protoplasmadisposition gesagt habe: Das Protoplasma der höchsten Thiere, der Wirbelthiere, ist keratogen, mucigen, haemoglobigen, elastigen, colla- und chondrigen und ossigen, eine Vielseitigkeit, die sich bei keinem anderen Thiertypus wiederfindet.

Frühzeitige Isolirung der Keimdrüsenanlagen von den übrigen Körpertheilen des Embryo.

Im Vorliegenden haben wir nur gesehen, daß und wie die Geschlechtszellen ihr embryonides Protoplasma behalten, wozu nur noch beizufügen ist, daß sie auch bekanntlich vom Reizzellensystem ganz ausgeschlossen sind. Wie kommt es nun, daß sie nicht den Charakter der auch als embryonid bezeichneten Wanderzellen, Bindegewebs- und Fettkörperzellen annehmen? Betrachtet man die formalen Vorgänge bei der Bildung der Geschlechtszellen, so ist — namentlich

deutlich bei Insecten und Wirbelthieren — das gemeinschaftliche, von den übrigen Vegetativzellen Verschiedene in den Existenzbedingungen eine mehr oder weniger ausgesprochene *sehr frühzeitige Isolirung* von den übrigen Zellen des Körpers, verbunden mit einer Einkapslung. Die Embryonalanlagen der Hoden und Eierstöcke scheinen — obwohl nicht verschwiegen werden soll, daß einige gegentheilige Angaben vorliegen — auch bei höheren Thieren nicht als Knospungen aus anderen, schon früher angelegten Organen sich zu entwickeln, sondern *gleich anfangs* als isolirte Klumpen von Embryonalzellen des mittleren Keimblattes aufzutreten und sich, *wo dies überhaupt geschieht*, erst später mit anderen, als Ausführungsgänge functionirenden Organen zu verbinden: sie treten also sogleich als *Staat im Staate* auf, was zu der selbstständigen Rolle, welche die Geschlechtszellen später zu spielen haben, gut stimmt und entschieden eine Eigenartigkeit der Existenzbedingungen gegenüber den anderen Vegetativzellen bedingt, die länger unter dem Einflusse der fortschreitenden Differenzirung des Körpers stehen.

Diese Separatorganismen, die Keimdrüsen, die nur durch Kittsubstanzen mit dem übrigen Körper verbunden sind, fallen nun einer ganz selbstständigen Differenzirung in Zellgewebe, Follikelepithel und eine einzige oder eine Gruppe von Centralzellen anheim und *die letzteren sind die Geschlechtszellen*. Damit ist das Eigenartige der Existenzbedingungen derselben gegenüber allen andern vegetativen Zellen des Körpers klar gegeben: sie sind die Centralzellen eines frühzeitig aus dem Verband mit dem übrigen Körper ausgeschalteten und deshalb letzterem wie ein selbstständiger Organismus gegenüberstehenden Organs — anders gesagt: sie sind die Centralzellen eines im Centrum des Thierkörpers liegenden, aus Centralzellen des letzteren (dem mittleren Keimblatt) gebildeten, fast unabhängig vom übrigen Körper sich entwickelnden Organs, haben also unter allen Zellen des Körpers die *centralste, geschützteste Lage*. Wir

haben mithin das Bild einer mehrfachen Einschachtelung: In der centralsten Schichte des mehrfach geschichteten Thierkörpers ist die Geschlechtsdrüse eingeschachtelt, in dieser der Samenkanal oder der Eifollikel und in dessen Centrum die Geschlechtszellen.

Parasitisches Leben der Geschlechtszellen.

Mit dieser Unabhängigkeit vom übrigen Körper stehen mehrere Erscheinungen im Zusammenhange: Einmal leisten die Geschlechtszellen durchaus nichts zur Erhaltung des Individuums, man könnte sie bildlich als in Pensionsstand befindliche Zellen bezeichnen. Sie haben demgemäß einen sehr geringen Stoffwechsel, so lange sie sich an ihrem Bildungsherde befinden, namentlich bei den Wirbelthieren führen die Eier, deren Bildung schon beim Neugebornen der Zahl nach abgeschlossen zu sein scheint, ein sehr lang dauerndes, fast latentes Leben. Ihr Stoffwechsel ist ferner ein höchst einseitiger, sie leben im übrigen Körper nur eine Art Parasitenleben, ihm nur Stoffe entziehend, ohne Gegenleistung.

Zähigkeit der Vererbung ist Folge der frühzeitigen und weitgehenden Isolirung der Geschlechtszellen.

Daß die Anlage der Geschlechtsdrüsen so frühzeitig schon sich von dem übrigen Körper emancipirt und die Geschlechtszellen in gar keinem Leistungs- und Reizungszusammenhange mit dem übrigen Körper stehen, bietet einen Schlüssel für die Zähigkeit der Vererbung gegenüber den abändernden Einflüssen der Außenwelt, denn diese können auf die im Innersten eingekapselten Geschlechtszellen direct gar nicht, sondern nur mittelst der übrigen Theile des Körpers einwirken und da der Verband zwischen diesen und den Geschlechtszellen ein so äußerst lockerer ist, so kann die Einwirkung nur sehr gering sein.

Differenz von Ei- und Samenzellen.

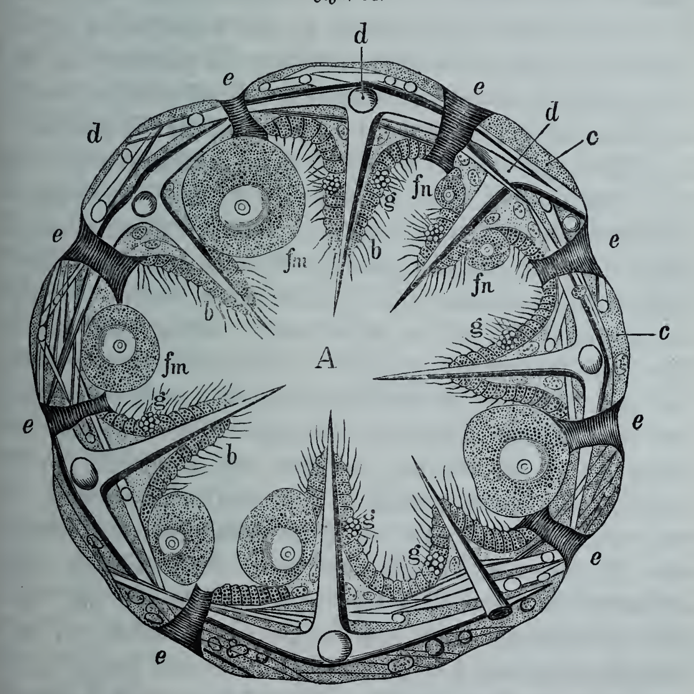
Wenden wir uns jetzt zu der Differenz von Ei- und Samenzellen. Hier fehlt es noch sehr an festen Grundlagen für die Erklärung der offenbar höchst bedeutenden Unterschiede zwischen Ei und Samen. Daß eine Ungleichheit der Existenzbedingungen vorliegt, sobald es sich um die Entwicklung der Samenfäden in den Samenbildungszellen und um Heranwachsen der centralen Eifollikelzellen

zu wirklichen Eiern handelt, zeigt ein Blick auf den anatomischen Bau beider Geschlechtsdrüsen bei den höheren Thieren. Auf eine solche weist auch das Verhalten der Zwitterdrüsen bei den Mollusken rc. hin, denn hier stoßen wir auf eine concentrische Differenzirung: die centralen Zellen des Follikels werden zu Samenbildungszellen, die peripherischen zu Eizellen. Dies ist sehr bezeichnend, denn bei den mit Zwitterdrüsen ausgerüsteten Thieren handelt es sich eben nur um eine mit den Existenzbedingungen zusammenhängende Differenzirung aus einem und demselben Embryonalzellencomplex heraus.

Geschlechtszellenbildung bei den Kalkschwämmen.

Diese Anschauung läßt uns jedoch bei den getrennt geschlechtlichen Thieren im Stich, weil man es mit in der ersten Anlage schon verschiedenen Organen zu thun hat.

Figur 51.



Querschnitt durch die Leibesröhre eines Kalkschwamms nach Häckel. Vergrößerung 400fach. A) Centralhöhle, b) Entoderm aus Geiselzellen, c) Exoderm aus verschmolzenen Zellen. d) Kalkstacheln, e) Oeffnungen durch die Leibeswand, (fn und fm). Eizellen verschiedener Reifegrade, g) Gruppen von Samenfäden.

Vollends aber scheint uns alles im Stich zu lassen angesichts der von **Häckel** bei den Kalkschwämmen geschilderten, auf Fig. 51 ersichtlichen Differenzirung der beiderlei Geschlechtszellen aus den offenbar unter ganz gleichartigen Existenzbedingungen sich befindenden Entodermzellen, von denen die einen Geiselzellen bleiben, andere ihre Geisel einziehen, aufschwellen und zu Eiern (fn, fm) werden, eine dritte Sorte durch wiederholten Theilungsproceß in stecknadelförmige Samenfäden (g) zerfällt, und zwar *ohne jede ersichtliche Ursache.*

Die Eizellen

Fassen wir einmal Eier und Samenfäden gesondert, um zu sehen, ob sich nicht irgendwie der Sache nähertreten läßt.

Bei der Entstehung der *Eizellen* ergibt die einfache formelle Betrachtung, daß die Differenzirung mit einer *Größezunahme* im Vergleich zu den benachbarten Zellen beginnt, und mir ist kein Fall bekannt, in welchem die Eizellen nicht vor ihren Nachbarzellen durch bedeutendere Größe in's Auge fielen, ja, bei vielen Thieren sind sie oft überhaupt die größten Zellen des Körpers. Am exorbitantesten tritt diese Vergrößerung auf bei den Eiern mit sogenanntem Nahrungsdotter. Daraus läßt sich nun die Differenzirungsursache für die Eizellen zunächst in rein symptomatischer Weise als ein abnorm *vergrößernder* Einfluß bezeichnen. Hier muß ich jetzt an das erinnern, was ich pag. 139 ff. über die Eibildung gesagt habe. Ich führte dort mehrere Fälle an, in denen die Eibildung von einer eigenthümlichen, einer Conjugation entschieden ähnlichen Materialzufuhr begleitet ist, die ich mir als eine Art von *Selbstbefruchtung* zu bezeichnen erlaubte. Wir dürften also jetzt z. B. nur annehmen, daß bei den Kalkschwämmen zwei benachbarte Entodermzellen, was bei ihrer Hüllenlosigkeit und amöboiden Befähigung ja sehr leicht denkbar ist, mit einander verschmelzen, also sich conjugiren, so würde der Eibildungsproceß aus dem gleichartigen Entoderm heraus alles Räthselhafte verlieren. Auf der anderen Seite muß bezüglich der höheren Thiere auch daran erinnert werden, daß schon

entstehen durch einen vergrößernden Einfluß. (Conjugation, Mästung rc.)

die centrale Lage vergrößernd wirkt, wie aus dem Größe-unterschied zwischen Gränzzellen und Binnenzellen hervorgeht und wir haben oben gesehen, daß speciell die Eizellen die centralste Lage unter allen Zellen des Körpers haben. Es liegt auf der Hand, daß durch das hier Gesagte das Räthsel keineswegs gelöst ist, wohl aber dürfte gezeigt sein, daß die Vorgänge bei der Eibildung zunächst nichts aufweisen, was geeignet wäre, meine Theorie von der Gewebsdifferenzirung zu erschüttern.

Samenzellen

Die Differenzirung der Samenbildungszellen und die Erzeugung der Samenzellen in ihnen bietet allerdings wo möglich noch größere Schwierigkeiten. Der Proceß ist hier offenbar ein der Eibildung entgegengesetzter. Das Ei ist eine durch Mästung zu einer enormen Größe heranwachsende und dadurch träge werdende Zelle, daß die zahlreichen und häufig sehr großen Dotterkörner nach dem, was ich pag. 239 über die Rolle der Protoplasmakörner sagte, die Erregungsfähigkeit herabsetzen. Das Protoplasma des Samenfadens hat dem entgegen ein fast glashelles Aussehen wie ein Nervenfaden und eine entsprechend große Erregbarkeit. Dazu, d. h. zu der höheren Erregbarkeit, stimmt, daß bei den meisten Thieren die Samenfadenbildung durch rasche und ausgiebige Theilungsvorgänge im Innern der Samenbildungszelle geschieht, was eine größere Lebhaftigkeit des Protoplasmas voraussetzt. Diese Theilung unterscheidet sich von der gewöhnlichen Zelltheilung wesentlich dadurch, daß die Theilproducte nicht rasch wieder die Größe des Ganzen, aus dem sie entstanden sind, erreichen, sondern klein bleiben und wohl bei allen Thieren ebenso entschieden die kleinsten Zellengebilde des betreffenden Thierkörpers sind, als die Eizellen zu den größten gehören. Deshalb möchte ich die Differenzirungsursache für die Samenzellen, im Gegensatze zu der mästenden, trägmachenden für die Eizellen, eine aushungernde, lebhaftmachende nennen. Bezüglich des Wortes „aushungern“ will ich noch an einen der

entstehen durch einen aushungernden Einfluß.

Parallele mit der Sporenbildung.

Samenfadenbildung ähnlichen Vorgang, an die Schwärmsporenbildung bei Infusorien und niederen Pflanzen erinnern. Die Aehnlichkeit besteht darin, daß auch hier die ganze Zelle rasch sich in winzige Partikel theilt, die klein bleiben und erst nach ihrem Ausschwärmen heranwachsen. Der Unterschied ist allerdings der: Die Spore hat die Fähigkeit, zu einem selbstständigen Organismus gleich dem Erzeuger zu werden, der Samenfaden nicht. Dieser Unterschied ist aber nicht viel größer, als der zwischen einem parthenogenetisch sich entwickelnden Ei und einem, das eine Befruchtung braucht; das Protoplasma der Spore ist eben „embryonal" geblieben, das des Samenfadens „embryonid" geworden, weil bei den niedersten Organismen das Protoplasma unter allen Umständen embryonal bleibt, bei den höheren embryonid wird. Wenn wir nun sehen, daß dem Zerfall in Sporen bei den einzelligen Thieren sehr häufig eine Einkapslung und Sistirung der Nahrungsaufnahme vorangeht, so gewinnt das Wort „aushungern" eine gewisse Berechtigung. Welcher Natur nun dieser Anstoß zur Aushungerung ist, bleibt vorläufig völlig räthselhaft, aber mit dem Wort sind wir doch auf den chemisch-physikalischen Boden hereingerückt, da Aushungerung ebenso wie Conjugation und Mästung jedenfalls natürliche Vorgänge sind. Das ist ein entschiedener Vortheil gegenüber den metaphysischen Speculationen, die sich mit Vorliebe an solche dunkle Punkte anklammern, und gibt uns die Hoffnung, daß auch die Differenzirung der Geschlechtszellen auf eigenartige Existenz-, insbesondere Ernährungsbedingungen sich werde zurückführen lassen.

Werthschätzung meiner Theorie.

Damit schließe ich die speciellen Betrachtungen über die Gewebsdifferenzirung ab und will nur noch eine allgemeine Bemerkung über das in diesem Briefe Niedergelegte anfügen.

Ich bin mir völlig bewußt, daß viele meiner Aufstellungen auf sehr unsicherem Boden ruhen, daß manche Schlüsse geradezu falsch sein mögen und daß Alles, was ich sage,

äußerst unvollständig ist. Nichtsdestoweniger habe ich keinen Anstand genommen, diesen, nicht eigenen Detailentdeckungen, sondern der vergleichenden Betrachtung des von der Detailforschung aufgestapelten Materiales und dem Bedürfniß nach genetischem Verständniß entsprungene Theorie der Gewebsbildung der Beurtheilung der Fachgenossen vorzulegen. Ich wünsche damit nichts weiter, als daß die Detailforschung sich solchen Untersuchungen zuwende, die geeignet sind, diese Theorie entweder zu bestätigen, oder durch eine bessere zu ersetzen. Die Histogenese muß, wenn sie ernstlich vom Fleck kommen will, über die Betrachtung der formellen Vorgänge bei der Gewebsentstehung hinausgehen und die Ursachen der Umwandlung der Embryonalzellen in die verschiedenen Gewebssorten comparativ, statistisch und experimentell nachforschen, denn das höchste Ziel jeder Wissenschaft ist die investigatio causarum.

Berechtigung und Nothwendigkeit der Speculation.

Meine obigen Auslassungen sind allerdings vorwaltend speculativ und ich sehe mit Bestimmtheit voraus, daß sie von Manchen als „phantastische naturphilosophische Speculationen" werden über die Achsel angesehen werden; denen entgegne ich: Ein Naturforscher, der nicht speculirt, der nur ameisenartig Thatsachen zusammenhäuft und Details beschreibt, der läuft erstens Gefahr, seine Kraft an Nebensächlichem, Werthlosem zu vergeuden und die Wissenschaft mit unnöthigem Ballast zu bewerfen, zweitens wird er nie dahin gelangen, der Detailforschung neue Bahnen zu erobern, er wird sich, der Masse folgend, nur in conventionellen Forschungsbahnen bewegen, drittens werden allgemeine Gesetze, wird der causale Zusammenhang des Details ihm immer verborgen bleiben, weil diese nur durch speculative Vergleichung des thatsächlichen Materiales zu ermitteln sind. Es ist ganz richtig, daß man in der Speculation sehr leicht fehlgreifen, daß eine einzige Thatsache das schönste speculative Gebäude wie ein Kartenhaus umwehen kann, und daß man sich einer wohlfeilen absprechenden Kritik aussetzt, allein, wer aus Furcht vor dem Ertrinken nicht in's Wasser

geht, lernt nicht schwimmen, und der großen Zahl von Naturforschern gegenüber, welche zu wenig speculiren, muß es zur Herstellung des Gleichgewichtes auch einige geben, die zu viel speculiren. In letzter Instanz entscheidet über den Werth einer Speculation nicht, ob sie richtig war, sondern ob sie anregend gewirkt hat.

Eilfter Brief.

Polemisches über die Keimesgeschichte.

Im vorigen Briefe habe ich die eine Seite des individuellen Entwicklungsganges, die Differenzirung in die verschiedenen Gewebssorten, behandelt und mich bemüht hiefür im Gegensatz gegen die Theorie der Pangenesis, welche die Forschung zum Stillstand verurtheilen würde, eine andere zu begründen, aus welcher die Detailforschung Aufforderung zu den weitgehendsten vergleichenden und experimentellen Untersuchungen entspringt. Wenden wir uns zu der andern Seite der individuellen Entwicklungsgeschichte, nämlich zu den Wandlungen und der endlichen Ausbildung der Gesammtform des Thieres, so finden wir auch hier einen ähnlichen Versuch, die Forschung nach einer bestimmten Richtung zu hemmen, wie es von der Pangenesis gesagt wurde.

Aufgabe der Keimesgeschichte.

In meiner Schrift über „Symmetrie und Regularität als Eintheilungsprincipien des Thierreichs"*), in welcher ich mich, als einer der ersten, bemüht habe, einen Zusammenhang zwischen der Gestalt der Thiere und den Richtung gebenden Einflüssen in der äußern Natur wahrscheinlich zu machen, äußerte ich mich pag. 365 dahin:

„Es wäre nun Aufgabe der Physik, alle die hiebei in Betracht kommenden physikalischen Agentien aufzusuchen und ihre Wirkungen auf die Organismen im Vereine mit der

*) Sitzungsberichte der math.-naturw. Classe der Wiener Akademie der Wissenschaften 1857.

Physiologie zu studiren; ..... denn mit der Annahme einer gewissen, dem Ei inhärirenden Bildungsrichtung darf sich heutzutage die Naturforschung nicht mehr über die Ergründung der Natur jener geheimen Ursachen wegsetzen, welche die Gestalt eines Thieres im Ganzen und im Einzelnen bedingen."

Keimesgeschichte und Stammesgeschichte

Seit ich obiges vor fast 20 Jahren geschrieben, hat der von Darwin ausgehende Anstoß manches Licht gebracht und eines der bedeutendsten Errungenschaften auf dem Gebiete der Morphogenesis ist der Satz, daß die Keimesgeschichte des Individuums eine abgekürzte Wiederholung der Stammesgeschichte der Art sei.

Der Fortschritt besteht darin, daß wir jetzt eine formale Gesammtvorstellung von der Art und dem Zusammenhang der zweierlei Entwicklungsvorgänge im organischen Reich und darin den Schlüssel für eine Unzahl bisher unverständlicher formaler Erscheinungen haben. Allein mit der Art und Weise wie Häckel diesen Satz auffaßt und behandelt, bin ich durchaus nicht einverstanden, ja sehe geradezu in einer derartigen Auffassung von Erfahrungssätzen einen Hemmschuh für die Forschung. Die Sache, um die es sich handelt, ist folgende.

Versuch von His.

Ganz im Sinne der Erwägungen in meiner Schrift über Symmetrie und Regularität hat der Embryologe His*) sich bemüht, die allmähligen Formwandlungen der Embryonalanlage mit ihren Wölbungen, Krümmungen, Faltungen 2c. auf das ungleiche Ausdehnungsbestreben in zwei im rechten Winkel zu einander stehenden Richtungen zurückzuführen. Ich halte nun allerdings den His'schen Versuch für durchaus unvollständig, weil er nicht auf den letzten Grund der Erscheinungen und namentlich nicht auf die frühesten Entwicklungsstadien zurückgreift, werde auch später zeigen, daß seine

---

*) His, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868. — His, die Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1874.

Auffassung von Befruchtung falsch ist und daß er mehrere der wichtigsten morphogenetischen Einflüsse übersehen hat, ist trotzdem die Arbeit als energischer Anlauf in der von mir bezeichneten Richtung freudigst zu begrüßen.

Diesem Versuch einer Erklärung der Formbildung tritt nun Häckel*), der den obigen Satz von dem Verhältniß von Stammesgeschichte und Keimesgeschichte als „biogenetisches Grundgesetz" formulirt hat, mit dem Ausspruche entgegen, „daß die Stammesgeschichte die wahre Ursache sei, „auf deren mechanischer Wirksamkeit die gesammte Entwick„lungsgeschichte der Individuen beruhe" und verwirft solche mathematisch-physikalische Untersuchungen wie die von His als „Arbeiten niedersten Rangs". Pag. 8 sagt er weiter:

Häckels biogenetisches Grundgesetz

„Entweder existirt ein directer und causaler Zusammen„hang zwischen Ontogenie und Phylogenie oder er existirt „nicht. Entweder ist die Ontogenese ein gedrängter Auszug „der Phylogenese oder sie ist es nicht. Zwischen diesen beiden „Annahmen gibt es keine dritte! Entweder Epigenese und „Descendenz — oder Präformation und Schöpfung!"

Kritik dieser Auffassung.

Ich sage nun: Ist es nicht auch eine Art von Präformationsglaube, wenn man annimmt, die Stammesgeschichte bilde die präformirte Schablone für das sich entwickelnde Thier, der gegenüber alle äußeren Umstände wie Schwerkraft, Affinität, Raumbeengung, Druck und Zug der Theile, Wärme und Feuchtigkeitsbedingungen, Beleuchtungsverhältnisse u. s. w. machtlos und ohne Bedeutung für das Verständniß der durch die Entwicklung erreichten Endform seien, der gegenüber es ganz überflüssig sei, die chemisch-physikalische Beschaffenheit des Keimprotoplasmas zu untersuchen und zu prüfen, welchen Einfluß dieselbe auf die eigenartige Richtung der Wachsthumsvorgänge im Embryo haben?

Häckel wird doch nicht bestreiten wollen, daß alle die causae efficientes zur Entwicklung eines Hundeeies zu einem Hund in dem jedesmal zur Entwicklung kommenden Ei selbst

*) Häckel, Gasträatheorie pag. 7

und nirgendswo anders liegen? Allerdings ist die Beschaffenheit des Eiprotoplasmas eines Hundes das Resultat eines in der Stammesgeschichte gegebenen Tausende und Millionen von Generationen umfassenden Reifungsprocesses, über dessen Verlauf uns der Satz von der Repetition der Stammbaumgeschichte durch die Keimesgeschichte sehr werthvolle Aufschlüsse gibt, allein ich frage, ob damit auch nur eine Silbe von Aufschluß über die chemisch-physikalischen Kräfte gegeben ist, welche das Ei zwingen, geradeso und nicht anders sich zu entfalten? Diese können lediglich nur durch die chemisch-physikalische Analyse des Hundeeies, wie es heute ist, ermittelt werden, und die Stammesgeschichte kommt erst dann in Frage, wenn es sich darum handelt, wie und auf welchem Wege das Protoplasma des Hundeeies seine specifische Beschaffenheit erlangt hat. Zum vollen Verständniß der Keimesgeschichte gehört also nicht blos die Kenntniß der Stammesgeschichte, sondern auch die Kenntniß der Ursachen der Gewebsdifferenzirung und aller chemischen und physikalischen Entwicklungsbedingungen, also der Schwerkraft, der Gewebsspannung, der Zellbewegungen, Zellwanderungen, Diffusionsströme u. s. w.

Allen diesen Untersuchungen, ohne welche die wissenschaftliche Zoologie ganz unmöglich vom Fleck kommen kann, sucht nun Häckel mit einem zum Dogma zugespitzten Satz den Weg zu sperren und begeht damit den gleichen Fehler wie Darwin mit der Theorie der Pangenesis; wobei aber anerkannt werden muß, daß Darwin seine Theorie eben einfach aufstellte, ohne später einen Versuch zu machen, sie weiteren Forschungen auf dem Gebiet der Gewebs- und Organdifferenzirung so imperativ entgegenzustellen, wie Häckel es gethan. Letzterer hätte doch am allerbesten wissen sollen, daß die Forschung sich kein Dogma als Schlagbaum vorlegen läßt von links so wenig als von rechts und wie aus dem Folgenden erhellen wird, bin auch ich genöthigt, dagegen zu protestiren, weil die später zu gebenden Erwägungen in der gleichen Bahn sich bewegen, wie die von His.

Ehe ich mich zu meinem Thema wende, ist jedoch noch nach einer anderen Seite hin Front zu machen. Wenn man, wie klar ersichtlich, an dem Satze festhalten muß, daß das Keimprotoplasma eines Thieres im Besitz all' der zwingenden Ursachen ist, die es zu einer bestimmten Endform und nur zu dieser führen, so ist die einfache Consequenz, daß die Ursache der großen Verschiedenheit der Organismen in der Verschiedenheit ihrer Keime liegen muß, daß diese also unmöglich gleich sein können.

Aehnlichkeit der Embryonen.

Die Descendenz-Theorie hat nun auch hier eine mißverständliche Auffassung hervorgerufen.

Mißverständniß.

Die Thatsache, daß der Unterschied zwischen zwei Thierarten umso geringer wird, je weiter wir den Stufengang ihrer embryonalen Entwicklung rückwärts gehen, daß z. B. der achttägige Embryo eines Huhnes und der sechsmonatliche einer Schildkröte einander unendlich viel ähnlicher sind als ein erwachsenes Huhn und eine erwachsene Schildkröte, ist von zahlreichen Schriftstellern dahin gedeutet worden, als wären solche Embryonen einander gleich. Das ist total falsch; im Gegentheil, sie sind stets verschieden und müssen es sein, die Verschiedenheit ist nur geringer als im erwachsenen Zustand. Vollends komisch nimmt sich die Aeußerung von Agassiz*) aus, der sagt, die Eier aller Organismen sind gleich. Wer einen einzigen Blick in eine Eiersammlung nur von Vögeln gethan, wer die ungeheure Mannigfaltigkeit der Insecteneier, der Fischeier, Molluskeneier 2c. kennt, muß doch schließlich eine Ahnung davon haben, daß die Formenmannigfaltigkeit der erwachsenen Organismen auf der Mannigfaltigkeit ihrer Keime beruht, und wenn die der letzteren, was unbedingt richtig ist, geringer ist als die der erwachsenen Organismen, so liegt dies außer Anderem daran, daß beim Zustandekommen der Mannigfaltigkeit der Erwachsenen auch noch die Mannigfaltigkeit der Entwicklungsbedingungen und Entwicklungsintensitäten be-

Agassiz.

Verschiedenheit der Eier.

*) Agassiz, der Schöpfungsplan, pag. 9.

theiligt ist. Z. B. der Unterschied zwischen dem Ei einer Qualle oder Schnecke und dem eines Säugethieres ist dem Ansehen nach allerdings ein sehr geringer, aber die Entwicklungsbedingungen sind ungemein verschieden: das Quallenei entwickelt sich frei im Meerwasser, bei wechselnder niederer Temperatur und ohne Nahrungszufuhr; das Säugethier ist in einem Mutterkörper eingeschlossen, den es nicht verlassen kann, bis es ein gewisses Volumen erreicht hat, es wird während der Entwicklung fortdauernd ernährt, genießt eine gleichmäßige hohe Temperatur und ist sonst von allen Reizen seitens der Umgebung beschützt, worauf wir später noch zurückkommen werden.

Es wird allerdings noch lange dauern, bis es uns gelingen wird, Entwicklungsgang und Entwicklungsziel als eine Kette chemisch-physikalischer Vorgänge zu begreifen, die mit mechanischer Nothwendigkeit aus der chemisch-physikalischen Beschaffenheit des bestimmten Keimes und seiner Entwicklungsumstände hervorgehen, allein ich will im nächsten Briefe zeigen, daß eine Reihe höchst wichtiger Differenzen im Entwicklungsgang der Thiere sehr leicht auf anscheinend geringfügige chemisch-physikalische Differenzen des Eiprotoplasmas zurückgeführt werden kann, ohne daß wir an irgend eine metaphysische Schablone appelliren.

Unterschiede des Keimprotoplasma.

Wir haben im vorigen Briefe gesehen, daß sich für die Entstehung und eigenthümliche Gewebsdifferenzirung der verschiedenen Thiertypen die Ursache in einer bestimmten Disposition des Keimprotoplasma finden läßt. Wir sprachen bei den Pflanzen von einer cellulosigenen, chlorophyllogenen und amylogenen Disposition, bei den Insecten von einer chitinogenen, bei den Wirbelthieren von einer plastogenen, keratogenen Disposition und haben gesehen, daß trotz der rein symptomatischen Natur dieser Bezeichnung sich doch mit ihr eine gewisse tiefere Einsicht in die Natur der vorliegenden Probleme gewinnen läßt, ja, daß wir sogar dadurch zu einem gewissen Verständnisse des Zusammenhanges von

chemisch-physikalischer Beschaffenheit des Keimprotoplasmas und formaler Entwicklung gekommen sind.

Dieses Ergebniß ist jedenfalls einladend, den Weg weiter zu verfolgen und zu untersuchen, ob und wie weit sich wenigstens die Unterschiede der hauptsächlichsten Thiertypen auf bestimmte chemisch-physikalische Unterschiede in der Beschaffenheit ihres Protoplasmas zurückführen lassen.

Häckels Protoplasma-Theorie ist falsch.

Ehe wir jedoch an diese Arbeit gehen, muß ich noch einmal polemisch vorgehen. Das Beginnen, das Thier aus der Beschaffenheit seines Keimprotoplasmas heraus erklären zu wollen, ist rein hoffnungslos, wenn wir uns nicht eine genaue Vorstellung von dem machen, was Protoplasma ist und da muß ich mich zur Ergänzung dessen, was ich im letzten Briefe gesagt habe, gegen die Benennungs- und Auffassungsweise von Häckel wenden, die ich schon pag. 130 u. ff. als nicht zutreffend bezeichnet habe. Derselbe nennt das primäre Protoplasma seiner Moneren homogen, trotzdem daß er auch in allen den Moneren, die er in seinen 1870 erschienenen „Studien über die Moneren" neu beschreibt, feine Körnchen, die sich mit Jod gelb färben, angibt. Der Ausdruck „homogen" ist nur dann richtig, wenn die Körnchen nicht wesentliche Bestandtheile des Protoplasmas, sondern lediglich aufgenommene Nahrungspartikelchen sind. Häckel scheint nun auch in der That die Körner so aufzufassen und das Protoplasma als aus einer einzigen Eiweißart bestehend zu betrachten. Schon pag. 130 habe ich mich gegen diese Anschauung gewendet und dem gegenüber erklärt, daß eine einzige chemische Verbindung unmöglich etwas Lebendiges sein kann, daß vielmehr das Protoplasma ein Gemenge oder Compositum aus mindestens drei verschiedenen chemischen Verbindungen sei, weil sonst jede physikalische Basis für die Erklärung der Lebenserscheinungen fehle. Die thierische Elektricität verlangt auch nach der Hermann'schen Auffassung, daß sie Contactelektricität sei, ein Compositum für das Protoplasma. Hiezu

kommt jetzt noch, daß mir die im vorigen Brief niedergelegten Anschauungen über die Rolle, welche die Protoplasmakörner spielen, neue gewichtige Gründe dafür an die Hand geben, daß sie ein grundwesentlicher Bestandtheil des Protoplasma sind. Häckel sagt l. c. pag. 21:

„Nicht blos die Menge der Körnchen und der Vacuolen, sondern auch die Stärke und Schnelligkeit der Sarodeströmung scheint bei Protomyxa von der Quantität der aufgenommenen Nahrung abhängig zu sein. Obgleich diese Thatsache viel schwieriger ..... festzustellen ist, ... glaube ich mich doch durch anhaltende Beobachtungen und durch Vergleichung der Extreme von der Richtigkeit derselben überzeugt zu haben. Bei den hungernden Individuen, bei denen Körnchen und Vacuolen an Zahl abnahmen, wurde auch die Strömung in den verzweigten Schleimfäden zusehends schwächer und langsamer ꝛc."

Bedeutung der Protoplasmakörner.

Daraus geht doch klar hervor: Wenn mit der Zahl der Körnchen die Energie der Lebenserscheinungen abnimmt, so müssen die Lebenserscheinungen an ihre Gegenwart gebunden sein und zwar so, daß, wenn alle verschwunden sind, auch das Leben dahin ist. Ob die Körnchen in dem Protoplasma erst gebildet wurden, oder schon als solche mit der Nahrung eingewandert sind, halte ich zunächst für ganz gleichgiltig, denn auch wenn das letztere der Fall ist, so steht der Satz nicht minder fest, daß das Protoplasma ohne Nahrungszufuhr abstirbt, daß also das Leben an die Anwesenheit der Körner gebunden ist. Wir dürfen die Sache nur so fassen: Wenn die homogene Grundsubstanz für sich allein das Lebendige ist, so muß sie auch lebendig bleiben, wenn die Körnchen ganz fehlen, und dann ist kein Grund abzusehen, wie es möglich wäre, das Protoplasma verhungern zu lassen — es müßte fortleben, bis das letzte Atom der Grundsubstanz der oxydativen Zersetzung anheimgefallen wäre, und das ist bekanntlich nicht der Fall.

Bei der Auffassung Häckel's ist also die Nothwendigkeit der Ernährung für die Aufrechterhaltung des Lebens,

über die doch kein Zweifel bestehen kann, ganz unverständlich. Nach ihm wäre sie nur Bedingung des Wachsthums und Ersatz des durch die Oxydation Zerstörten und das Verhungern müßte sich ausnehmen wie das allmälige Auflösen eines Metallstückchens in einer oxydirenden Säure. — Dem gegenüber sage ich: Das Wesentliche der Ernährung der Thiere ist, daß in eine quellbare Eiweißverbindung stets andere Eiweißverbindungen eindringen, die im Verhältniß der elektrischen Spannung zu der Grundsubstanz stehen, und das Absterben durch Verhungern rührt von dem Aufhören dieses „Mengungsprocesses", wie ich es Seite 133 genannt habe, her. Nach Häckel's Auffassung ist auch die Wirkung der geschlechtlichen Befruchtung absolut unverständlich. Die Befruchtung ist eben nichts Anderes, als ein „Mengungsact", der sich von der Ernährung nur durch die specifische Natur des beigemengten Stoffes unterscheidet, das Resultat beider ist die Aufrechterhaltung, resp. Steigerung der Lebensvorgänge.

Meine Protoplasmatheorie.

Also der Protoplasmatheorie Häckel's, als sei dasselbe ein homogenes, structurloses, gequollenes Klümpchen einer eiweißartigen, stickstoffhaltigen Kohlenstoffverbindung und alle übrigen Bestandtheile seien erst secundär aus dem Protoplasma entstanden, stelle ich folgende Protoplasmatheorie gegenüber:

1. Das lebendige Protoplasma ist weder homogen und structurlos, noch eine einzige chemische Verbindung. Es besteht aus einer glasig hellen, hochgequollenen Grundsubstanz mit eingestreuten Körnern und ist chemisch ein Gemenge von mindestens drei differenten chemischen Verbindungen, von denen wenigstens zwei stickstoffhaltige Kohlenstoffverbindungen (Albuminate) sind.

2. Das Protoplasma ist durch einen Mengungsproceß entstanden (Urzeugung) und der Fortbestand seines Lebens ist geknüpft an die Fortdauer eines Mengungsprocesses, der sich entweder nur in der Form der sogenannten Ernährung,

oder als Ernährung alternirend mit einer anderen Mengungsform, der Befruchtung, vollzieht.

3. Das Lebendigsein des Protoplasmas beruht darauf, daß die in Mischungsverhältniß getretenen Stoffe eben verschiedenartig sind und deßhalb in elektrischem Spannungsverhältniß zu einander stehen. Die dadurch hervorgerufenen electrischen Bewegungen heben das Affinitätsgleichgewicht auf und veranlassen unter Anwesenheit von freiem Sauerstoffe oxydative Zersetzungen der gemengten Stoffe unter Freiwerden von Spannkräften, wobei die molekularen Bewegungen der Außenwelt die Rolle von „auslösenden Kräften" übernehmen. Die Greifbarsten dieser freiwerdenden Bewegungen sind Strömungsvorgänge innerhalb der Masse, die je nach Umständen mit Formveränderungen der ganzen Masse (Contractilität, amöboide Bewegung) verbunden sind.

Goette's Theorie von der Discontinuität des Lebens.

Ueber die höchst sonderbare Theorie Goette's*), der das Keimprotoplasma der Eier für eine todte, nur mit Spannkräften versehene Masse hält, die erst später, aber nicht durch die Befruchtung, wieder lebendig wird, in die also das Leben entweder erst von außen wieder hineinkommen oder jedes Mal von Neuem innerlich durch einen Urzeugungsact entstehen müßte, will ich keine Worte verlieren, denn ich glaube, daß nicht ein einziger Forscher dieser Theorie von der „Discontinuität des Lebens" beitreten wird.

---

*) Goette, Entwicklungsgeschichte der Unke, Leipzig, 1875.

Zwölfter Brief.

Die fortschreitende Differenzirung des Thierreichs.

Im letzten Briefe ist der Keimesgeschichte die Aufgabe gestellt worden, die Unterschiede im Entwicklungsgang und Entwicklungsziel bei verschiedenen Thieren auf die Unterschiede in der chemisch-physikalischen Beschaffenheit des Keimprotoplasmas zurückzuführen. Ich will nun im Folgenden den Versuch machen, wie weit sich mittelst des heutigen Wissens der Sache nahekommen läßt. Selbstverständlich hat dieses Unternehmen nur dann Aussicht, einige Resultate zu erreichen, wenn man sich zuerst an die Erklärung der größten Unterschiede in den Entwicklungszielen macht, weil hier die Differenzen in der Beschaffenheit des Keimprotoplasmas offenbar größer und deshalb leichter auffindbar sein werden, als bei nahestehenden Thieren mit sehr ähnlichen Entwicklungsgängen, deren Differenzen sicher viel zu fein für unsere gegenwärtigen Hilfsmittel sein dürften.

Beschränkung der Aufgabe.

Die zweite Aufgabe der Keimesgeschichte ist, zu erklären, woher die so merkwürdige Wiederholung der Stammesgeschichte durch die Keimesgeschichte kommt, denn es ist klar, daß es nicht genügt, einen solchen Satz einfach aufzustellen, auch nicht ihn zu beweisen, sondern das letzte und höchste Ziel ist jedesmal, ihn zu erklären. Da ich auch in dieser Richtung in einem der folgenden Briefe einen Versuch machen will, so müssen wir in dem, was ich über die Differenzen des Keimprotoplasmas sagen will, eine Basis gewinnen, und

das wird nur dann geschehen, wenn wir hauptsächlich nach denjenigen Unterschieden forschen, durch welche sich das Keimprotoplasma niederer Organisationsstufen von solchen derjenigen höheren Stufen unterscheidet, die aus den ersteren voraussichtlich sich geschichtlich entwickelt haben. Wir werden also die Scala von Protoplasmabeschaffenheiten zu suchen haben, welche im Verhältnisse stammesgeschichtlicher Aufeinanderfolge stehen, indem wir mit dem Protoplasma der niedersten Thiere beginnen und zu dem der höchsten allmälig aufsteigen.

Protoplasten und Zellenthiere.

Die erste Differenz, die wir demnach zu untersuchen haben, ist diejenige zwischen den Zellenthieren und den Protoplasmathieren. Dieselbe besteht darin, daß das Protoplasma der ersteren einen Act concentrischer Differenzirung vollzieht, indem es im Centrum einen Zellkern bildet, der wenigstens noch einmal, oft zwei- bis dreimal, sich in concentrische Lagen sondert. Ich nenne diese Eigenschaft

endodifferenzives Protoplasma.

nucleogen oder endodifferenziv*). Dem gegenüber ist das Protoplasma der zellenlosen Thieren (Acyttarien Häckel's) entweder völlig indifferenziv, d. h. zeigt keine Spur einer concentrischen Differenzirung, oder ist blos

exodifferenzives Protoplasma.

exodifferenziv, indem es sich in eine festere Rindenschichte (Exosark) und eine flüssigere Innenmasse (Endosark) sondert. Den Unterschied zwischen differenzivem und indifferenzivem Protoplasma werden wir hauptsächlich auf einen Unterschied in der Beweglichkeit desselben zurückführen dürfen. Bei den Protoplasmathieren belehrt uns die fast ununterbrochene Körnchenströmung, daß ihr Protoplasma fortwährend in ähnlicher Weise durcheinander gemischt wird, wie ein Teig, den man rührt. Bleiben wir bei dem Beispiel mit dem Teig. Solange man einen Teig umrührt, behält er

*) Bei diesen und folgenden Worten bemerke ich, daß ich das Verlangen, solche Worte nicht aus zweierlei Sprachen zu bilden, als eine völlig unpraktische Pedanterie nicht anerkenne, und daß ich überall, wo es geht, die allgemeiner gekannte lateinische Sprache der griechischen vorziehe.

eine durchaus gleichmäßige Beschaffenheit, sobald man ihn aber ruhig stehen läßt, erhält er eine Kruste, d. h. er differenzirt sich concentrisch.

Daß dies nicht blos für die Differenzirung in Exosark und Endosark gilt, sondern auch für die in Kern und Protoplasmamantel, erhellt am besten aus der Thatsache, daß das Protoplasma der kernhaltigen Amöben nie so lebhafte Körnchenströmung und Scheinfüßchenbildung zeigt, wie das der kernlosen Protoplasmathiere.

capsuligenes Pr.

Eine weitere Protoplasmamodification, durch welche sowohl die Cellulaten als auch die Protoplasten in verschiedene Gruppen gespalten werden, ist der Gegensatz zwischen Protoplasma, das einkapselnde Ausscheidungen liefert (capsuligenes Pr.), und solchem, das diese Fähigkeit nicht hat (acapsuligenes Pr.). Es scheint, daß auch die Kapselnerzeugung auf einer, wenn auch nur zeitweiligen Abnahme der Contractilität beruht, denn die Kapselbildung wird durch einen Ruhezustand des Protoplasmas eingeleitet. Wir müssen hier noch einmal auf meine Deutung der Protoplasmakörner zurückkommen, um all das, was ich bisher über sie gesagt habe, unter einen Hut zu bringen.

Größe und Zahl der Protoplasmakörner.

Sind die Körner spärlich, so sind die Lebenserscheinungen gering; sind sie zahlreich, so werden dieselben zwar stärker, allein indem sie zugleich ein Hinderniß für die Fortpflanzung des Erregungsvorgangs bilden, beschränken sie den mechanischen Effect desselben. Von größtem Einfluß ist außer der Zahl der Körner deren Größe. Je größer sie sind, umso stärker hemmen sie den Erregungsvorgang, also wird grobkörniges Protoplasma träg sein; sind sie dagegen klein, so ist nicht nur die Hemmung geringer, sondern bei gleichem Gesammtvolum aller Körner ist die Contactfläche zwischen Körnern und Grundsubstanz in einem feinkörnigen Protoplasma größer als in einem grobkörnigen, deshalb wird, wenn man die Kraftentbindung nach Hermann's Theorie auf Contactwirkungen zurückführt, im feinkörnigen Protoplasma unter sonst gleichen Verhältnissen mehr Kraft entbunden

werden, als im grobkörnigen. Von welchem Einfluß die Lagerung der Körner auf die Kraftentbindung ist, habe ich pag. 229 bereits erörtert. Ich will dem nur noch Folgendes zufügen: Sind die Körner im Protoplasma regellos zerstreut, so werden die Masseströmungen und die dadurch etwa hervorgerufenen Formveränderungen äußerst unregelmäßig sein und die letzteren werden einen amöboiden Charakter haben, d. h. es werden bald da bald dort und meist an mehreren bis sehr vielen Stellen zugleich Protoplasmafortsätze hervorgetrieben werden. Sind sie dagegen reihenweise geordnet, wie in dem quergestreiften Muskelprotoplasma, so werden die Formveränderungen sich auf eine lineare Verkürzung beschränken, oder, wenn die linear geordneten Körnchen äußerst fein sind, wie im Nervenprotoplasma, fällt die Formveränderung ganz weg und wird nur der Erregungsvorgang weitergeleitet.

Quellungsgrad des Protoplasma.

Ein letztes physikalisches Moment, das auf die Energie der Bewegungserscheinungen Einfluß nimmt, ist der Quellungsgrad der Grundsubstanz: je dünnflüssiger sie ist, umso ausgiebiger können die Strömungen und Formveränderungen ausfallen.

Chemische Natur der Körner.

In chemischer Beziehung ist selbstverständlich klar, daß die höchste Dignität in Bezug auf die Lebensverrichtungen den Körnern zukommt, die aus Eiweißverbindungen bestehen, sie sind wahrscheinlich die einzigen zum Zustandekommen des Lebens unerläßlichen, während Fettkörner, Farbstoffkörner und Aehnliches nur eine passive Rolle spielen.

Abwechslung zwischen Einkapselung und Ausschwärmen.

Nach diesen Bemerkungen über den Einfluß der physikalischen Beschaffenheit auf die Beweglichkeit des Protoplasmas können wir den Uebergang von indifferenzivem zu differenzivem und capsuligenem Protoplasma in einer die Beweglichkeit herabsetzenden physikalischen Aenderung vermuthen und es stimmt namentlich dazu sehr gut der bei vielen Protoplasten und Unicellulaten vorkommende Wechsel zwischen Ruhezustand mit folgender Einkapslung und Schwärmzustand. Der ersteren geht eine Zu-

nahme der Zahl und Größe der Körner voraus, die hemmend wirken muß, und während der Einkapslung findet dann eine Art Aushungerung mit Verkleinerung der Körner statt, wodurch die Beweglichkeit wieder hergestellt und das Ausschwärmen ermöglicht wird.

Einzellige und vielzellige Thiere.

Recapituliren wir jetzt: Absolut indifferenzives Protoplasma haben die Moneren Häckel's und die Wurzelfüßer der Autoren, es gesellt sich hier nur noch die capsuligene Disposition hinzu bei Häckel's Lepomoneren (gelatinocapsuligen) und den Wurzelfüßern (calci- und silicicapsuligen). Ihnen stehen die Zellenthiere mit ihrem differenziven Protoplasma gegenüber.

Besprechen wir bei diesen zuerst den Unterschied zwischen einzelligen und vielzelligen Thieren (Unicellulaten und Multicellulaten), denn der Uebergang von der Einzelligkeit zur Vielzelligkeit ist, wie wir schon früher sahen, einer der wichtigsten Schritte zur Herbeiführung höherer Organisationsstufen.

locomotives oder secessives Prot.

Die Ursache, warum die Einen einzellig bleiben, die Anderen vielzellig werden, liegt wohl auf der Hand. Die ersteren haben ein Protoplasma, das entweder in höherem Maße amöboid ist, d. h. durch Scheinfüßchenbildung sich von der Stelle bewegt, oder Wimperhaare oder Geiselorgane besitzt, kurz, in höherem Grade locomotiv ist. Wo solche Ortsbewegungswerkzeuge vorhanden sind, kann es nicht ausbleiben, daß bei eintretender Zelltheilung die Theilproducte sich von einander entfernen, sofern sie nicht durch Einkapslung daran verhindert werden. Der Uebergang zur Vielzelligkeit setzt also eine weitere Herabminderung der Beweglichkeit des Protoplasmas durch die oben angedeuteten physikalischen Umänderungen voraus. Die capsuligene Disposition unterstützt die Sache jedenfalls, allein, daß sie nicht ausreicht, zeigt die bei einzelligen Thieren so häufig vorkommende vorübergehende Einkapslung, die eben wieder durchbrochen wird, wenn durch eine gewisse Aushungerung das Protoplasma seine Beweglichkeit wieder erlangt hat.

Wirkung der Einkapslung.

Von Wirksamkeit ist die Einkapslung nur dann, wenn sie sehr solid ist, wie bei den Eihüllen so mancher einzelliger Thiere; hier ist dem Auseinanderfallen der Theilproducte in mehrfacher Beziehung eine Schranke gesetzt: 1. bildet die Kapsel ein mechanisches Hinderniß, das die im Innern entstandenen Theilproducte zwingt, beisammen zu bleiben; 2. schützt die Eischale die Embryonalzellen vor mechanischen Reizen seitens der Umgebung. Da Reizung des Protoplasmas in diesem Bewegungen hervorruft und die Bewegungen der Embryonalzellen die Trennung ihres Zusammenhanges begünstigen, so ist die Eischale auch von dieser Seite her eine Beschützerin für den Zusammenhang. 3. Das nackte Protoplasma der Moneren, Wurzelfüßer und Unicellulaten wird von Wasser umspült, das der Embryonalzellen, die in einer Eischale eingeschlossen sind, von einer Flüssigkeit, die sonder Zweifel diverse organische Stoffe in Lösung enthält und deshalb dem Zusammenhalt der Embryonalzellen entschieden günstiger sein muß, als bloßes Wasser.

Wir sehen also, wie eine scheinbar geringfügige Veränderung der chemisch-physikalischen Beschaffenheit des Protoplasmas von den eingreifendsten Folgen für die Entstehung höherer Organisationsstufen auf dem Wege der Zellzusammenhäufung wird. Zur Bequemlichkeit halten wir nach der von uns früher eingeschlagenen Methode diese Unterschiede durch eine adjective Bezeichnung fest und nennen das Protoplasma der Unicellulaten ein locomotives und deshalb secessives, das der Multicellulaten ein adhäsives und wenn wir das grobkörnige Protoplasma der Keime der vielzelligen Thiere mit dem feinkörnigen der Unicellulaten und der Protoplasten vergleichen, so erhält das, was ich oben über die Bedeutung der Protoplasmakörner sagte, eine weitere Bestätigung.

Differenzirung der Unicellulaten.

Wenden wir uns zu der Differenzirung der einzelligen Thiere in Amöben, Flagellaten und Ciliaten. Hier handelt es sich um die Differenzirung der Protoplasmafortsätze in Wurzelfüße, Wimpergeiseln und

Flimmerhaare. Fassen wir zuerst den Unterschied zwischen Wurzelfüßen und Flimmerhaaren in's Auge, so möchte ich denselben in Zusammenhang bringen mit dem Auftreten der exodifferenziven Protoplasmadisposition bei den Ciliaten, denn hier wird eine Sonderung in Exosark und Endosark von allen Forschern angegeben. Damit ist auch die Entstehung der Flimmerhaare gegeben, sobald wir uns das festere Exosark porös denken: Durch jede Pore dringt ein Fädchen der inneren, weicheren Masse hervor, sei es in Folge einer Contraction der Rinde, sei es in Folge einer Volumszunahme der Kernmasse, sei es in Folge von Strömungsvorgängen, wie die, welche das Vortreten der Scheinfüßchen aus den Poren der Foraminiferen veranlassen. Der Unterschied zwischen den Scheinfüßchen der letzteren und den Flimmerhaaren bestünde nun darin: Bei den Scheinfüßchen kommt es zu keiner Differenzirung zwischen ihnen und der inneren Protoplasmamasse, weil zwischen beiden der als Körnchenströmung sichtbare lebhafte Stoffaustausch unterhalten wird. Dieser mangelt bei dem Flimmerhaare; der herausgetretene Protoplasmafaden erfährt deshalb eine ähnliche Metamorphose, wie die Rindensubstanz der ganzen Zelle und wird so zu einem starren Faden, der nur durch die in der Dicke der Rindenschichte steckenden, mit der Binnensubstanz in Verbindung stehenden Protoplasmafortsätze bewegt wird, denn nach den Untersuchungen Roth's liegt das Movens der Haare nicht in diesen selbst, sondern im Innern der Zelle, und Stuart sah, daß die von dem Flimmersaum in die Tiefe gehenden Protoplasmastränge contractil sind und sogar Bewegungen des Zellkernes veranlassen. Als letzten Grund für die Differenzirung in Amöben und Ciliaten finden wir also wieder eine Herabminderung der Beweglichkeit des Protoplasmas, durch die seine Differenzirungsfähigkeit erhöht wird, und ich bezeichne das beweglichere als amöboid-differenzives, das minder bewegliche als ciliogen-differenzives Protoplasma, dem ersteren gegenüber nenne ich das noch beweglichere und deshalb in-

Flimmerhaarbildung.

amöboiddifferenzives und ciliogendifferenzives Pr.

differenzive Protoplasma der Wurzelfüßer und Moneren ein hochamöboides.

Wimpergeisel-bildung.

Wenden wir uns jetzt zu der Erklärung der Flagellaten, die weder Flimmerhaare noch Wurzelfüße, sondern eine bis einige lange Wimpergeiseln tragen. Die Beobachtungen Häckel's über die Einziehbarkeit der Wimpergeiseln bei den Entodermzellen der Kalkschwämme zeigt uns die Geisel als ein Mittelding zwischen einem Wurzelfuß und einem Flimmerhaar. Auch die Leibesbeschaffenheit zeigt eine gewisse Mittelstellung an, indem die Flagellaten deutlicher in Exosark und Endosark geschieden sind als die Amöben, aber lange nicht so deutlich wie die Ciliaten.

Es handelt sich also offenbar um eine Mittelstufe der Exodifferenzirbarkeit: Bei dem Flagellaten ist erstens die Differenz zwischen Exosark und Endosark geringer als beim Ciliaten, zweitens die Differenz zwischen Protoplasmafortsatz (d. h. der Geisel) und Endoprotoplasma geringer. Mit dem Ausdruck flagellogen-differenzives Protoplasma würden wir also eine Zwischenstufe in der Differenzirbarkeit und Beweglichkeit zwischen amöboid-differenzivem und ciliogen-differenzivem gewinnen.

flagellogendifferenzives Protopl.

Damit haben wir die Differenzirung der niedersten Thiere auf eine stufenweise Abschwächung einer bestimmten, wenn auch noch nicht völlig erklärten allgemeinen physikalischen Eigenschaft des Protoplasmas zurückgeführt und mit dem, was ich zu wiederholten Malen über die Ursachen der größeren oder geringeren Beweglichkeit des Protoplasmas gesagt habe, läßt sich auch diese stufenweise Abschwächung noch ganz erträglich ohne Zuhilfenahme metaphysischer Einflüsse erklären.

stilogendifferenzives Protopl.

Ich kann jedoch von den Flagellaten nicht scheiden, ohne noch einen Blick auf die eigenthümliche Thatsache zu werfen, daß sie nur an einer, selten an einigen wenigen Stellen einen Protoplasmafortsatz entwickeln. Ich werde dabei unwillkürlich an die gleiche Erscheinung bei der Ent=

stehung eines einzigen, langen, definitiven Protoplasmafortsatzes bei den Neuromuskelzellen der Süßwasserpolypen, der Ganglienzellen und Sinneszellen der höheren Thiere erinnert, auch an den contractilen Stiel der Vorticellen muß ich denken. Ob hier überall die gleiche Ursache vorliegt und welche, vermag ich nicht zu entscheiden, aber doch möchte ich sagen: es gibt einen Zustand des differenziven Protoplasmas, in welchem es weder beliebig viele Wurzelfüße, noch eine große Zahl Wimperhaare ausstreckt, sondern nur einen einzigen oder einige wenige sich differenzirende Fortsätze, und dafür möchte ich, da der Ausdruck flagellogen-differenziv nur den speciellen Fall bezeichnet, als zusammenfassend das Wort stilogen-differenziv vorschlagen, weil daraus gestielte Zellen hervorgehen.

Entstehung der Multicellulaten.

Knüpfen wir jetzt, um zu den vielzelligen Thieren (Multicellulaten) übergehen zu können, an pag. 287 an, wo wir sahen, daß zum Zustandekommen der Vielzelligkeit eine noch weiter gehende Herabminderung der Beweglichkeit des Protoplasmas gehört, denn auch in dem Fall, wenn die Anwesenheit einer Eischale genügende Sicherheit dafür bietet, daß jene Secession der Embryonalzellen erfolgt, ist eine Beschränkung der amöboiden Fähigkeit unerläßlich, wenn es zu der im vorigen Briefe geschilderten Gewebsdifferenzirung kommen soll. Es ist klar: wenn die Embryonalzellen in ihrer Kapsel durcheinander kriechen würden, wie die Ameisen, so würden sie, entsprechend der Gleichartigkeit der Existenzbedingungen für alle, auch gleichartig bleiben. Allerdings wirkt, wie wir schon pag. 288 sahen, die Anwesenheit der Eischale schon dadurch beruhigend auf das Keimprotoplasma, daß sie dasselbe vor Bewegungsreizen beschützt, so daß sie auch ohne Verminderung der Bewegungsfähigkeit ruhig in Reih und Glied stehen bleiben und mit einander verkleben; dennoch scheint mir noch etwas Anderes mitzuwirken.

Dotterkörner.

Wenn wir das Eiprotoplasma eines vielzelligen Thieres

mit dem eines Wurzelfüßers vergleichen, so tritt uns ein auffälliger Unterschied im optischen Verhalten entgegen. Das Wurzelfüßerprotoplasma ist äußerst feinkörnig und gleichartig, der Dotter der vielzelligen Thiere ist dagegen durch die Einlagerung zahlreicher größerer Körner getrübt und diese Körner zeigen Differenzen in Größe und Beschaffenheit. Eine genaue Analyse dieser Masse und die Vorgänge bei ihrer Entwicklung zwingen uns die Vorstellung auf, sie sei ein Gemenge aus eigentlichem Protoplasma und todten, nur ein Ernährungsmaterial vorstellenden Dotterkörnern. Diese Dotterkörner unterscheiden sich von den activen Protoplasmakörnern hauptsächlich durch ihre bedeutende Größe. Daß diese Vorstellung von den Dotterkörnern richtig ist, erhellt erstens daraus, daß dieselben im Laufe der Entwicklung aufgezehrt werden, zweitens, daß ein Theil der aus dem Dotter sich bildenden Embryonalzellen, und zwar die actionsfähigsten und wichtigsten, keine Dotterkörner, sondern nur die gewöhnlichen feinen Protsplasmakörner enthalten.

Fassen wir die Folgen der Anwesenheit der Dotterkörner im Eiprotoplasma für die Entwicklung in's Auge, so müssen wir von der Vorstellung ausgehen, das Protoplasma eines solchen Eies verhalte sich zu dem primitiven eines Wurzelfüßers *wie ein vollgefressenes Thier zu einem hungrigen*: dem hungrigen Zustande des amöboiden Protoplasmas entsprechen dessen *lebhafte Bewegungen*, dem vollgefressenen des Multicellulaten dessen *Trägheit* (Verdauungsruhe des Protoplasmas). Der Zusammenhang zwischen Erfüllung mit Dotterkörnern und Geringfügigkeit des Bewegungstriebes geht aus dem weiteren Verlaufe der Entwicklung solcher Eier (Insecten, Mollusken, Amphibien rc.) klar hervor, indem die Dotterfurchung, die doch eine der wichtigsten Sorten von Protoplasmabewegungen des Eies ist, zuerst in den von Dotterkörnern freien Theilen des Eies beginnt und in ihnen durchaus raschere Fortschritte macht als in den mit Dotterkörnern belasteten Theilen des Eiinhaltes.

Eiprotoplasma und Muskelprotoplasma.

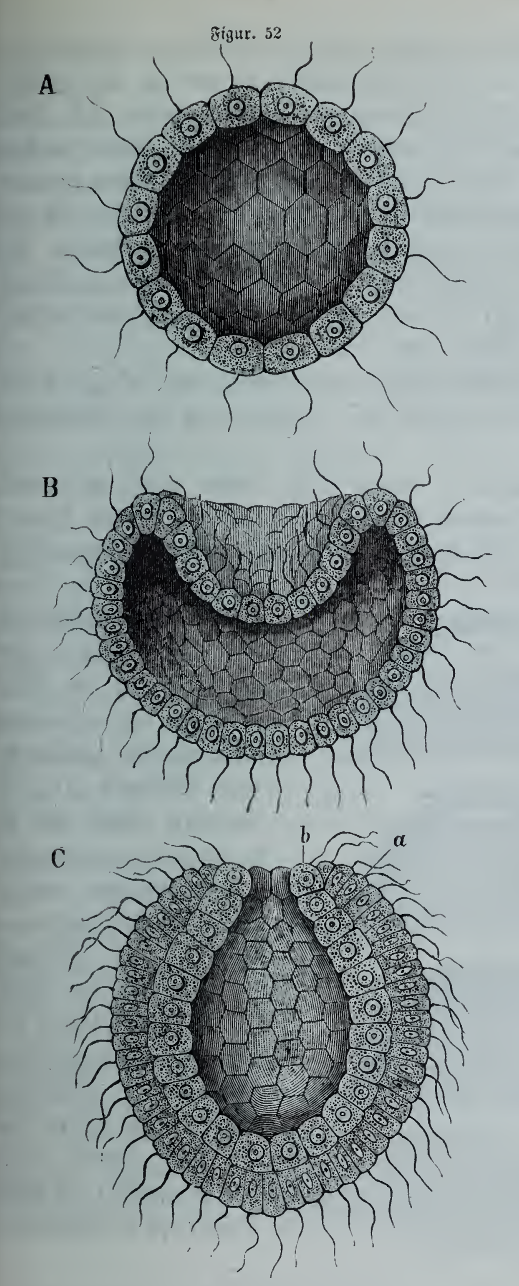
Jetzt ist es an der Zeit, sich daran zu erinnern, was ich pag. 228 über die Protoplasmakörner als Hindernissen für die Fortpflanzung des Erregungsvorganges gesagt habe, denn in dem, was ich eben über die Wirkung der Dotterkörner ausführte, liegt einmal ein weiterer Beweis für die Richtigkeit meiner dort geäußerten Auffassung, ferner gelangen wir hier zu einer Ergänzung meiner Protoplasmatheorie. Wir haben es nämlich nicht blos mit der Leitung der Erregung zu thun, sondern auch noch mit dem Effect der Erregung, nämlich den Contractionserscheinungen. Dies fordert zu einem Vergleich von Eiprotoplasma und dem Protoplasma der quergestreiften Muskeln heraus, welch' letzteres ja auch mit großen Körnern, den Fleischprismen, vollgepfropft ist. Worauf beruht der große Unterschied in den Contractionserscheinungen beider? Ich möchte den Hauptgrund darin sehen: 1. Beim Muskel bestehen die Protoplasmakörner aus elektrisch wirksamem Eiweiß, die Dotterkörner sind dagegen offenbar elektrisch unwirksame Stoffe. 2. Im Muskel sind die Körner in geradlinigen Reihen aufgepflanzt, wie die Colonnen eines Regimentes, während sie bei dem Eiprotoplasma regellos in der Masse eingestreut sind, gleich den Personen in einem Jahrmarktknäuel. Im ersteren Falle kann sich der offenbar geradlinig fortschreitende Erregungsvorgang zwischen den Reihen der Fleischprismen relativ rasch bewegen, was in dem Gewirre der Dotterkörner unmöglich ist. Deshalb können im Muskel die Fleischprismen ihre die Contraction erzeugenden sichtbaren Stellungsveränderungen fast gleichzeitig ausführen, wie commandirte Soldaten, im regellos mit Körnern besetzten Protoplasma dagegen wird sich die Bewegung ebenso langsam fortpflanzen wie die Erregung und mithin die jedesmalige Formveränderung sehr gering sein. Daher kommt es, daß wir am Eiprotoplasma der höheren Thiere nur sehr schwache amöboide Bewegungen sehen, die, um bei obigem Bilde zu bleiben, den Formveränderungen eines aus der Vogelperspective betrachteten Menschenknäuels gleichen.

Wenden wir uns nach dieser Abschweifung wieder zu unserer vorliegenden Aufgabe. Wir haben im Bisherigen gesehen, daß der Fortschritt zur Organisationsstufe der Vielzelligkeit auf einer Herabminderung der Neigung und des Anlasses zu Protoplasmabewegungen beruht, weil dies dazu führt, daß die durch Theilung entstandenen Embryonalzellen still neben einander liegen bleiben und verkleben. Mit dieser Eigenschaft, die ich oben die adhäsive genannt habe, ist zunächst die Grundlage für die Entwicklung eines maulbeerförmigen Zellhäufchens (Morulastadium) gegeben, das durch das Auseinanderweichen der Zellen in der Mitte unter Abscheidung einer dort auftretenden Flüssigkeit zu einer hohlen, aus einer einzigen Zellschichte gebildeten Blase sich fortentwickelt. Damit ist die Organisationsstufe der hohlen Einschichtigkeit (Häckel's Blastulastadium) gegeben, eine Organisationsstufe, auf der bleibend nur die Volvocinen und Häckel's Catallakten verharren.

Gastrulabildung.

Der nächste Fortschritt der Organisation bei den Thieren ist die Organisationsstufe der hohlen Zweischichtigkeit (Gastrulastadium Häckel). Damit nehme ich die pag. 210 unterbrochene Schilderung der Organisationsstufen wieder auf. Seit der Abfassung jener Briefe (1869) ist eine große Anzahl von Detailarbeiten gerade mit Bezug auf die Herbeiführung dieses sehr charakteristischen Stadiums der Keimesgeschichte an's Tageslicht getreten und Häckel hat in der zweiten Lieferung seiner „Gasträatheorie" eine höchst interessante und dankenswerthe Zusammenstellung der Gastrulabildung durch alle Thiertypen hindurch geliefert, aus der hervorgeht, daß diese Organisationsstufe aus der vorhergehenden sich hauptsächlich dadurch entwickelt, daß die eine Hälfte der Blastulablase sich in die andere einsenkt, und zwar unter völligem oder fast völligem Verschwinden des Hohlraumes der Blastula (der sogenannten Furchungshöhle). Am reinsten zeigen die drei nebenstehenden, dem Häckel'schen Werke entnommenen Figuren aus der Keimesgeschichte

Figur. 52



Die Gastrulabildung bei Gastrophyiema nach Häckel. A. Querschnitt der einschichtigen Blastula. B. Das Einstülpungsstadium im Querschnitt. C. Die fertige Archigastrula, a. Exoderm, b. Entoderm.

von Gastrophysema den Vorgang; A ist der Querschnitt der Blastula, B dieselbe im Beginne der Einstülpung, C die fertige Gastrula, und zwar diejenige, welche Häckel den drei übrigen Modificationen dieses Stadiums, ihrer Einfachheit wegen, als Archigastrula gegenüberstellt.

Ursache der Einstülpung.

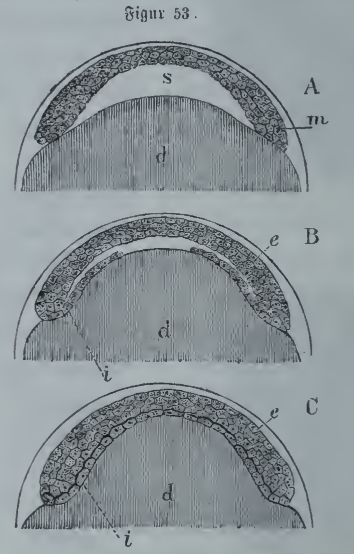
Fragen wir zunächst nach der Ursache der Einstülpung, so liegt für Häckel's Archigastrula, Amphigastrula und Perigastrula auf der Hand, daß sie auf einem Mißverhältniß zwischen dem Inhalte der Furchungshöhle und dem fortschreitenden Wachsthum der Blasenwand be-

ruht; denn wenn wir einen mit Luft gefüllten Gummiball anstechen und die Luft aussaugen, so erfolgt die gleiche Einstülpung. Bei den Volvocinen dagegen bildet sich stets soviel Flüssigkeit im Furchungsraum, daß die Blase die Kugelform behalten kann. Der Unterschied zwischen den genannten drei Gastrulaformen ist der, daß die Flüssigkeit in der Furchungshöhle der zwei erstgenannten eine wässerige ist, während bei der Perigastrula Häckel's die Blastulahöhlung mit Dotter gefüllt ist, mit dessen Aufsaugung die Einstülpung Hand in Hand geht.

Weniger handgreiflich ist diese Erklärung bei Häckel's Discogastrula (siehe Fig. 53), weshalb ich die Abbildung hier beifüge.

Die Einstülpung besteht hier darin, daß von dem Punkte m aus rundum die Zelllage i auf der großen Dotterkugel, welcher die Blastula gleich einem Schmeerkäppchen aufsitzt, einwärts in der Furchungshöhle s wächst und dort schließlich, von allen Seiten im Mittelpunkte erst zusammen stoßend, die zweischichtige Gastrula Fig. C herstellt. Auch hier ist klar, daß dieses Einwachsen unterbleiben würde, wenn sich die Furchungshöhle s in gleichem Schritt mit der durch die Zellvermehrung bedingten Oberflächenvergrößerung ausdehnen würde. Statt dessen thut sie, wie Figura zeigt, das Gegentheil: sie wird kleiner und verschwindet.

Figur 53.



Die Gastrulabildung im Querschnitt beim Fischei nach Häckel. A) Blastulastadium. d. Segment der Dotterkugel. m. die einschichtige Keimhaut. s. Furchungshöhle. B) Von m aus wächst das Entoderm (i) nach einwärts in die Furchungshöhle. C) fertige Discogastrula, bestehend aus dem Exoderm (e) und dem Entoderm (i); Furchungshöhle verschwunden.

Gastruligenes Protoplasma.

Somit glaube ich sagen zu dürfen: Die Gastrula entsteht aus der Blastula dadurch, daß der Inhalt der Furchungshöhle resorbirt wird. Die weitere Frage ist jetzt: Auf welcher Eigenschaft des Keimprotoplasmas beruht diese Auffaugung? Die Nichteinstülpung der Blase bei den Volvocinen und Catallakten rührt offenbar davon her, daß die Blasenwand dem umgebenden Wasser den Durchtritt in die Furchungshöhle gestattet. Mithin besteht der Unterschied zwischen ihrem Protoplasma und dem gastruligenen auf einer größeren Durchlässigkeit. Wir brauchen also nicht einmal eine größere Resorptionsfähigkeit des Protoplasmas als die gewöhnliche anzunehmen: die Furchungshöhle muß verschwinden, wenn sie keinen Flüssigkeitszuschuß von außen erhält.

Stellen wir die weitere Frage, worauf die geringere Durchlässigkeit des gastruligenen Protoplasmas beruhe, so liegen zwei Möglichkeiten vor: Entweder schließen die Embryonalzellen sich dichter an einander an und lassen keine Flüssigkeit zwischen sich durch, was eine Steigerung ihrer adhäsiven Eigenschaft wäre, oder das Protoplasma selbst ist dichter. Mag dem sein wie ihm wolle, so läßt sich jedenfalls einsehen, daß die Herbeiführung der Organisationsstufe der hohlen Zweischichtigkeit einfach durch eine Metamorphose des Keimprotoplasmas erzielt werden konnte, durch Steigerung der Adhäsivität oder Zunahme der Dichtigkeit, was auf Abnahme des Wassergehaltes hinweist, wovon später.

Cölenteraten und Enteraten.

Die nächste Differenzirungsstufe ist die Sonderung des Thierreiches in Coelenteraten und Enteraten. Die ersteren bleiben auf der Organisationsstufe der Gastrula, d. h. sie bestehen aus zwei die Nahrungshöhle umgebenden Schichten, einer äußeren, dem sogenannten Exoderm, und einer inneren, dem Entoderm, die mit einander verklebt sind, höchstens kommt es zur Entwicklung einer aus contractilen Elementen bestehenden, zwischen Exoderm und Entoderm eingeschalteten, aber mit beiden fest verklebten Mittel=

schichte, einem sogenannten Mesoderm (Organisationsstufe der hohlen Dreischichtigkeit). Diese Thiere haben mithin nur einen einzigen Hohlraum in ihrem Körper, die centrale Nahrungshöhle, die durch eine Mundöffnung mit der Außenwelt communicirt. Hiezu gehören die Schwämme und die durch den Besitz von Nesselzellen ausgezeichneten Polypen (Anthozoen und Hydroiden).

Im Gegensatz hiezu stehen die Darmthiere, Enteraten, bei denen im Bereich des mittleren Keimblattes ein mit einer Ernährungsflüssigkeit gefüllter Spaltraum, das Perigastrium, sich entwickelt, wodurch die Leibeswand in Darmschlauch und Hautmuskelschlauch geschieden wird. Diese Flüssigkeit muß als eine Abscheidung des Zellprotoplasmas betrachtet werden und da in ihr amöboide Zellen gleich den Lymphkörperchen der Wirbelthiere schwimmen und sie meist gerinnungsfähige Stoffe enthält, so ist sie das, was ich in meinem „Lehrbuch der allgemeinen Zoologie" pag. 110 primäre Ernährungsflüssigkeit genannt habe und entspricht der Lymphe der Wirbelthiere und dem Blute derjenigen Wirbellosen, welche kein geschlossenes Gefäßsystem haben. Demgemäß bezeichne ich die hier in Betracht kommende Eigenschaft des Protoplasmas als lymphagene, der gegenüber ich das Protoplasma der Coelenteraten alymphagen nenne.

Lymphagenes Protoplasma.

Stellen wir die Frage, auf welche chemisch-physikalische Eigenschaft des Protoplasmas die Lymphagenie zurückzuführen ist, so kommt zuerst eine Steigerung der Adhäsivität und weitere Abnahme der Durchlässigkeit in Betracht und dann eine Steigerung der Differenzirungsfähigkeit. Wir müssen uns das etwas ausführlicher klar zu machen suchen.

Nach der mir zugänglichen Literatur über die Keimesgeschichte der Coelenteraten wird bei diesen die gesammte Menge der Embryonalzellen für die Herstellung von Exoderm und Entoderm aufgebraucht und wo sich, wie bei den Anthozoen, ein Mesoderm bildet, scheint dies nicht durch fort-

schreitende Zelltheilung zu geschehen, sondern nach den Beobachtungen von Kleinenberg bei Hydra dadurch, daß die Exodermzellen, und vielleicht auch die des Entoderms, contractile Fäden hervorwachsen lassen, die sich zwischen Exoderm und Entoderm einschalten: Eintritt der pag. 287 geschilderten stilogen-differenziven Protoplasmametamorphose. Die fortschreitende Zelltheilung producirt hier immer nur Exoderm- und Entodermzellen und es unterbleibt jede weitere Differenzirung, weil die geringe Adhäsivität ihres Protoplasmas den neuen Zellen fortdauernd gestattet, sich den übrigen so anzuordnen, daß keine neue Sorte von Existenzbedingungen für sie entsteht. So kann ferner jede Zelle ihre flüssigen Absonderungen direct nach außen entleeren oder, wo doch eine Häufung vorkommt, durch das leicht durchlässige Protoplasma ihrer Vordermänner nach außen oder in die Nahrungshöhle abgeben und so ist keine Veranlassung zur Bildung eines Perigastriums durch Erguß von flüssigem Zellsecret gegeben.

Die Sache wird sich aber sofort anders gestalten, wenn die Adhäsivität und Dichtigkeit des Protoplasmas steigt und seine Differenzirungsfähigkeit, d. h. seine Empfindlichkeit gegen äußere Einflüsse, steigt. Einmal ist damit der Grund dazu gelegt, daß zwischen Exoderm und Entoderm der Gastrula Embryonalzellen eingeschoben werden, aus denen sich ein Mesoderm anderer Art bildet, als es Kleinenberg von der Hydra beschreibt, und zwar einfach deshalb: Sobald die Zellen fester an einanderhängen, so können neue Zellen, welche zur Zelltheilung parallel der Oberfläche (concentrische Theilung) entstehen, nicht in die Situation von Gränzzellen einrücken, sie bleiben zwischen Exoderm und Entoderm liegen und differenziren sich aus den pag. 176 und 217 entwickelten Gründen zu Binnenzellen (mittleres Keimblatt oder Mesoderm). Jetzt kommt die allgemeine Eigenschaft jedes Protoplasmas, flüssige Secrete abzuscheiden, in Betracht. Die Binnenzellen, die nicht an die Außenwelt oder die Nahrungshöhle anstoßen, können diese Flüssigkeit nicht direct

Entstehung der Mesoderms.

Entstehung des Perigastriums.

nach außen abgeben und es hängt jetzt einfach von der Durchlässigkeit der Gränzzellenschichten ab, was geschieht. Ist diese groß, so wird es zu keiner Trennung des Zusammenhanges kommen, andernfalls muß sich durch Flüssigkeitserguß eine Spalte bilden. Der Ort, wo sich dieselbe bildet, ist weiter gleichfalls durch physikalische Umstände vorgeschrieben. Sobald das Mesoderm, wie das bei den Enteraten immer der Fall ist, aus mehreren Zelllagen besteht, so wird der Spalt dieselben da durchsetzen, wo das exosmotische Gleichgewicht zwischen Exoderm und Entoderm liegt. Dieser Gleichgewichtspunkt wird dem Entoderm immer näher liegen als dem Exoderm, weil die Flüssigkeit in der Nahrungshöhle von der Quellungsflüssigkeit des Protoplasmas weniger verschieden ist, als die Flüssigkeit zwischen Eihülle und Exoderm. Mithin wird der Theil des Mesoderms, der sich dem Exoderm als animale Muskularis anschließt, größer ausfallen als der, welcher sich mit dem Entoderm zur Herstellung des Darmrohres verbindet. Zu meiner Annahme von der geringeren Durchlässigkeit des enteratogenen Protoplasmas gegenüber dem coelenteratogenen stimmen völlig die allerdings noch sehr der Vervollständigung bedürftigen Angaben über die Unterschiede im Wassergehalt (worüber später Näheres) und die entschieden größere Festigkeit des Körpergewebes der Darmthiere.

Schwämme und Nesselthiere.

Wenden wir uns jetzt noch einmal rückwärts zur Untersuchung des Unterschiedes zwischen den beiden Typen der Coelenteraten, nämlich den Schwämmen und den Nesselthieren. Im Bau ist der Hauptunterschied, daß bei den Schwämmen die Zellen des Exoderms zu einer zusammenhängenden Protoplasmaschichte verschmelzen, in dem die Zellkerne eingebettet liegen, während die Exodermzellen der Nesselthiere blos verklebt sind, also das Protoplasma der letzteren ist blos adhäsiv, das der ersteren confluirend. Die Entodermzellen der Schwämme sind flagellogen, d. h. tragen je eine Wimpergeisel, die der Nesselthiere aflagellogen. Die confluirende Beschaffenheit des

Exodermprotoplasmas der Schwämme und die Erzeugung einziehbarer Geiseln an den Entodermzellen derselben läßt sich auf einen höheren Grad von Flüssigkeit und hochgradigere amöboide Befähigung des Schwammprotoplasmas zurückführen, so daß wir sagen können: dasselbe ist, seines hohen Wassergehaltes wegen, hoch amöboid bis confluirend. Mit dieser Beschaffenheit hängt eine andere Eigenthümlichkeit des Baues, das Auftreten von zahlreichen Poren in der Leibeswand, die wieder spurlos geschlossen werden können, (Fig. 51, e), auf's innigste zusammen.

Spaltung der Enteraten in vier Typen.

Mit dem Eintritte der Enteratie spaltet sich bekanntlich das Thierreich in vier Typen: die Echinodermen, die Mollusken, die Artikulaten und die Vertebraten. Untersuchen wir, welchen Eigenthümlichkeiten ihres Keimprotoplasmas diese vier Typen die Besonderheit ihres Entwicklungsganges verdanken. Wenn wir genau zusehen, so laufen die Unterschiede darauf hinaus, daß das Protoplasma jedes Typus eigenthümlicher chemischer Differenzirungen fähig ist, die entweder als plastische Absonderungen desselben oder als Einlagerungen in der Protoplasmamasse auftreten und die von dem maßgebendsten Einfluß auf den formalen Entwicklungsgang sind.

Bekanntlich unterscheiden sich die Echinodermen, Artikulaten und Wirbelthiere durch die eigenthümliche Gliederung, welche ihr Körper erfährt, auffallend von den ungegliederten Mollusken (zu welchen ich auch die Scoleciden rechne). Die Ursache ist eben das Auftreten dieser plastischen Absonderungen, wie aus dem Folgenden hervorgeht:

Echinodermagenes Protoplasma.

Bei den Echinodermen finde ich die Ursache der bekanntlich so außerordentlich hochgradigen Gliederung des Körpers in dem Auftreten der Kalkgebilde, die nicht auf der Oberfläche des Körpers, sondern in der Dicke der Leibeswand liegen. Die Kalkablagerung beruht klarerweise auf einer bestimmten chemischen Qualität des Keimprotoplasmas, die ich die calcigene nenne. Um zwischen der sehr wesent-

lich verschiedenen Ablagerung des Kalkes auf der Außenfläche des Körpers (Mollusken) und der im Innern des Körpers (Echinodermen) unterscheiden zu können, nenne ich die erste die exocalcigene, die letztere die endocalcigene. Wir kennen leider das Verhalten der Kalkablagerung bei den Echinodermen zu den Zellen nicht, d. h. wir wissen nicht, ob sie extracellulär oder intracellulär auftreten, können also das insuläre Auftreten der Kalkablagerungen nicht näher erklären, sondern müssen uns damit begnügen, daß der Umstand, daß diese Kalkinseln fortwachsen, ohne zu verschmelzen, die Ursache der Gliederung des Echinodermleibes ist. Wir müssen die Sache nur noch nach der Richtung ergänzen, daß die strahlige Gliederung zwar auch in letzter Instanz mit der Kalkablagerung, aber direct nicht mit den Kalkinseln im Leib des Echinoderms, sondern mit denen in der Larve des Echinoderms zusammenhängt, worüber hier zu handeln aus Mangel an Raum nicht möglich ist, wir müßten uns zu sehr in das Detail vertiefen.

Vertebrategenes Protoplasma.

Bei den Wirbelthieren habe ich schon pag. 245 und 248 die specifischen Protoplasmadispositionen benannt und gezeigt, daß zwischen ihren und dem formalen Entwicklungsgang ein bestimmter Zusammenhang besteht, indem die chondringene Disposition, d. h. die Fähigkeit, im Innern des Körpers gerinnungsfähige albuminoide Substanzen, und zwar in erster Linie Chondrigen, an den Orten des Gewebsspannungsgleichgewichtes abzuscheiden, so daß die Zellen eingekapselt und verlöthet werden, zur Bildung einer primären Knorpelaxe, der Rückensaite, führt. Es muß hier nur noch Folgendes hinzugefügt werden:

Die Entstehung der Urwirbel.

Pag. 254 habe ich von der Parallele zwischen Knorpelaxe und Markcylinder der Pflanze gesprochen, sowohl in Bezug auf axiale Lage, als auf Bau und Entstehungsursache. Wir haben weiter an mehreren Orten die Thatsache constatirt, daß die Erscheinungen der Gewebsspannung davon herrühren, daß die axialen Gewebe (bei Pflanzen der Markcylinder, bei dem Thier Knorpel- und Knochenaxen, bei den

skeletlosen Thieren die Flüssigkeitssäule des Perigastriums) durch ein erhöhtes Ausdehnungsbestreben eine Spannung der sie umgebenden Gewebe erzeugen. Der wichtigste Vorgang in der Keimscheibe der Wirbelthiere nach Auftreten der Rückensaite ist die Längsgliederung der animalen Muskularis in die sogenannten Urwirbel. (Fig. 54, i s.) Sie besteht darin, daß die letztere, die schon vorher durch die Rückensaite in zwei nur an Kopf- und Schwanzende noch zusammenhängende Hälften gespalten wurde, sich in eine Doppelreihe von Zellinseln successive spaltet. Ich halte für die Ursache dieser Spaltung eben die von der axialen Rückensaite ausgehende Spannung; indem die neben ihr liegenden Streifen des mittleren Keimblattes sich nicht so rasch strecken wie sie, kommt es zur Zusammenhangstrennung in einer zur Längsaxe der Rückensaite senkrechten Richtung. Ermöglicht wird diese Trennung durch die lymphagene Disposition des Enteratenprotoplasmas, die eine geringere Adhäsivität der Zellen des mittleren Keimblattes und das Auftreten von mit Lymphe erfüllten Spalträumen nothwendig zur Folge hat. Indem in den Spalträumen zwischen den Urwirbeln ein ähnliches Druck-, oder besser gesagt Zuggleichgewicht eintritt, bilden sich auch hier axiale Knorpelstreifen und so *ist die Anlage des Wirbelthierskelettes eine absolut mechanische Consequenz der chondrigenen Disposition des Keimprotoplasmas.*

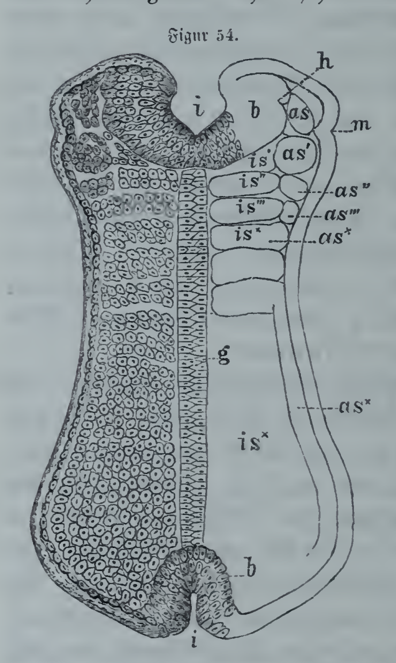
Die Theorie von His.

Hier muß ich eine kritische Einschaltung machen. Ich habe im eilften Briefe die Arbeit von *His* gegen *Häckel* in Schutz genommen, das bezog sich jedoch nur auf die Vertheidigung des Principes, dem auch ich huldige, daß der Entwicklungsgang einer mechanischen Erklärung unterworfen werden müsse, keineswegs auf die Art und Weise, wie *His* und *Götte* diesen Versuch gemacht haben. *His* will den ganzen Wirbelthierleib aus den Faltenbildungen heraus erklären, die sich in Folge ungleichen Wachsthums (ungleich nach Länge, Breite und Tiefe) bei einer elastischen Platte bilden müssen. Damit hat er aber nur die unbedeutendsten

Theile der Körperdifferenzirung erklärt. Die wichtigste Eigenthümlichkeit des Wirbelthieres, die Gliederung seiner Muskularis und die Skeletbildung, kann er nicht erklären, die ist auf das Auftreten der Chorda zurückzuführen und diese auf die chondrigene Disposition des Keimprotoplasmas. Der wahre Grund der Vertebratogenie ist ihm also völlig entgangen und ich werde später zu zeigen haben, daß er auch von der wichtigsten und allgemeinsten morphogenetischen Kraft, der *Schwerkraft*, keine Ahnung hat. Ebenso wenig hat *Götte* das Richtige getroffen, wenn er die Abgliederung der Urwirbel auf Faltungen zurückgeführt hat. Nach meiner Ansicht ist das gerade Gegentheil wahr: Faltung muß eintreten, wenn ein Körpertheil rascher wächst als die neben ihm liegenden Theile; hier wächst aber die Rückensaite stärker, und zwar nach den allgemein giltigen Gesetzen der Gewebsspannung, und da muß die im Wachsthum zurückbleibende Muskularis Zusammenhangstrennungen erfahren. Ich habe mich in den *Götte*'schen Abbildungen nach solchen Faltenbildungen umgesehen, habe aber das gerade Gegentheil, nämlich Spalträume, gefunden. Die einzige Figur, die darüber hätte Aufschluß geben können, ist seine Fig. 74, die ich deshalb als Fig. 54 nebenan copirt habe. Diese zeigt mit völliger Bestimmtheit zwischen den mit is′—is* bezeichneten Urwirbeln sowie diesen und

Theorie von Götte.

Figur 54.



Unken-embryo im Horizontalschnitt parallel der Rückenseite nach *Götte*: c und i Querschnitt der Rückenfurche, b Querschnitt der Neuralfalte, g Rückensaite, is Urwirbel, as die Seitenplatte.

den Seitenplatten (as″—as*) ganz unzweideutige Spalträume, die sich später mit Bindegewebe erfüllen.

Ein Beweis, daß die Zusammenhangstrennung von der Streckung der Chorda ausgeht, ist auch das, daß dieselbe zuerst auf die Nachbarschaft der Rückensaite beschränkt ist, wodurch es zur Abgränzung eines erst später sich segmentirenden Randtheiles der Keimscheibe, der sogenannten Seitenplättchen (as), kommt.

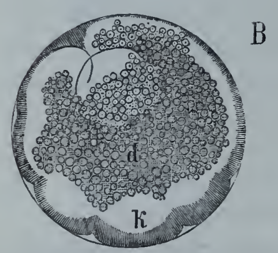
Daß sowohl His als Götte bei ihren vergleichenden Betrachtungen die chemisch-physikalische Natur des Keimprotoplasmas ganz ignorirten, worauf es doch in erster Linie ankommt, beweist, wie wenig beide die Anforderungen kennen, welche von jetzt an an die Embryologie gestellt werden müssen, wenn man dem Räthsel, vor welchem sich jetzt die gesammte Forschung wie eine Belagerungsarmee zu concentriren hat, nämlich dem Räthsel der Vererbung, den es verhüllenden Schleier abreißen will. Daß ferner keiner von Beiden einer der wichtigsten morphologischen Kräfte, der Schwerkraft, irgend eine Beachtung geschenkt hat — wir werden dieselbe in einem folgenden Briefe ausführlicher abhandeln — ist ein weiterer Grund, daß ihre Versuche theils ganz scheiterten, theils nur die unwesentlicheren Momente der Morphogenesis trafen. Statt dessen hat Götte mit seinem „Formgesetz“, das nichts Anderes ist, als die alte mystische vis formativa, einen traurigen Rückfall in, wie man glauben sollte, längst entschwundene Zeiten gethan.

articulatogenes Protoplasma.

Ist bei den Vertebraten die eigenthümliche Gliederung ihres Körpers auf die chondrigene Disposition ihres Keimprotoplasmas zurückzuführen, so können wir mit gleicher Bestimmtheit die zwar der Richtung, nicht aber der Art nach gleiche Gliederung der Artikulaten auf die chitinogene Disposition ihres Keimprotoplasmas zurückführen. Diese hat nämlich zur nothwendigen Folge, daß ihr Keimprotoplasma in eine starre, unnachgiebige Eikapsel eingeschlossen wird. Diese Raumbeengung ist Ursache, daß die bei der Entwicklung auftretenden Keimstreifen gezwungen

sind, sich in Falten zu legen, die quer zur Längsaxe stehen, und dadurch ist der erste Anstoß zu der für diese Thiere charakteristischen Längsgliederung ihres Körpers gegeben. Der Vorgang ist also gerade der entgegengesetzte von dem bei den Wirbelthieren: bei den letzteren ruckweise Zerreißung der Muskularis durch die sich stärker streckende Chorda, bei den ersteren Hemmung und dadurch Faltung. Betrachten wir alle Detailuntersuchungen über die Keimesgeschichte der Artikulaten, so tritt uns überall in den Abbildungen, so wie in Fig. 55, die Faltung der Keimwülste auf's schönste entgegen, während ich auf keiner Abbildung vom Keim eines Wirbelthieres auch nur die Spur einer der Sonderung in Urwirbel ähnlichen Faltung entdecken konnte. Ja, man brauchte dazu eigentlich nicht einmal die Keimesgeschichte, die anatomische Betrachtung des erwachsenen Thieres zeigt deutlich, daß die Gliederung beim Artikulaten auf einer Faltung beruht, während das Wirbelthier ebenso deutlich die Gliederung durch Spaltung der Muskularis in Myocommata demonstrirt.

Figur 55.



Insektenei nach Zaddach. A) der lichte Keimwulst K verläuft noch gerade. B) Derselbe fängt an sich zu falten. d Centrale Dottermasse.

Molluscogenes Protoplasma.

In dem Vorliegenden ist natürlich auch die Erklärung enthalten, warum der Typus der Mollusken keine solche Gliederung seines Leibes erfährt. Ihr Protoplasma sondert weder Chitin ab, wie das der Gliederthiere, noch Chondrigen, wie das der Wirbelthiere, noch Kalkinseln innerhalb des Gewebes, wie das der Stachelhäuter. Ihr Protoplasma ist ein kalkschalenbildendes, d. h. conchigenes oder exocalcigenes und damit ist die Gliederung des Leibes geradezu verhindert. Nebst dem ist das Mol-

luskenprotoplasma in hohem Grade mucigen (schleimbildend) und ciliatogen, so daß das Embryo schon im Ei mit Flimmerhaaren sich bewegt, was die Entwicklung der Symmetrie durch den Zug der Schwerkraft hemmt. Im Gegensatz zu den festen Chitinschalen der Artikulateneier haben die Molluskeneier eine weiche, häufig gallertige, sehr nachgiebige Eischale, die so wenig raumbeengend wirkt, daß das Embryo, wie schon bemerkt, Platz hat, sich dort mit seinen Flimmerhaaren im Kreise zu drehen.

Die Rückensaite der Tunikaten.

Werfen wir noch einen Blick auf die so viel Aufsehen machende Entdeckung, daß die Mantelthiere bei ihrer Entwicklung eine ähnliche Knorpelaxe auftreten lassen wie die Wirbelthiere, was sofort die Behauptung hervorrief, die letzteren seien Abkömmlinge der ersteren. Meiner Ansicht nach hängt die Richtigkeit dieser Behauptung unter Anderem wesentlich davon ab, ob die einkapselnde Substanz des Axenstranges bei den Tunikaten Chondrigen ist oder nicht. Ehe die chemische Analyse entschieden hat, möchte ich die chondrigene Natur bezweifeln, und zwar deshalb, weil die Tunikaten, im Gegensatz zu allen übrigen Thieren, ein cellulosigenes Protoplasma haben, wie die Pflanzen, und so liegt die Vermuthung nahe, daß jene einkapselnde Substanz Cellulose*), und nicht Chondrigen ist. Damit wäre natürlich die Abstammungsfrage entschieden verneinend beantwortet.

Untersuchungen von O. Schmidt.

Nachdem ich mir über diesen Zusammenhang der formalen Entwicklung der vier genannten Thiertypen mit der chemischen Disposition ihres Protoplasmas klar war, hatte ich das Bedürfniß, mich auch durch die chemische Analyse der Richtigkeit meiner Auffassung zu versichern. Die zoochemische Literatur bot mir nur die Gewißheit, daß bei den Vertebraten und Mollusken kein Chitin auftritt, nicht aber, ob bei den Artikulaten und den Mollusken das Chondrigen der Wirbelthiere fehlt. Mein Col-

*) Neuerdings nennt man den cellulose-ähnlichen Stoff im Mantel der Tunitaten Tunicin.

lege Dr. O. Schmidt, Professor der Chemie an der Thierarzneischule, hat die Güte gehabt, auf meinen Wunsch einige diesbezügliche Untersuchungen zu machen, die ich mit seinen eigenen Worten wiedergebe:

1. Untersuchung des Flußkrebses auf Leimgehalt.

Untersuchung des Flußkrebses.

„Zwei Krebse wurden in zerstückeltem Zustand 10 Stunden lang unter Ersatz des verdampfenden Wassers gekocht, die Flüssigkeit nach dem Erkalten filtrirt und abgedampft; der Rest gelatinirte erst nach sehr weit vorgeschrittener Einengung beim Erkalten leimähnlich. Ein Theil dieses Rückstandes wurde in kochendem Wasser gelöst, die Lösung filtrirt, und nun zeigte das Filtrat gegen die Reagentien auf Glutin und Chondrin folgendes Verhalten:

Alkohol fällt weißliches Gerinnsel, das sich in Wasser wieder löst.

Gerbsäure und Chlorwasser fällen ebenfalls weißlich und reichlich.

Salzsäure, Schwefelsäure und Salpetersäure bringen Fällungen hervor, welche, damit erwärmt, sich wieder lösen und beim Erkalten, wenn auch anscheinend weniger reichlich, sich wieder ausscheiden.

Essigsäure, vorsichtig zugesetzt, erzeugt erst reichliche Fällung, die sich aber im Ueberschuß der Säure wieder löst.

Sublimatlösung, Alaunlösung u. Kupfervitriollösung liefern reichliche weiße Fällung.

Ferrocyankalium bringt keine Fällung hervor.

Nach Abscheidung der Krystalloide bei einer zweiten Portion durch Dialyse war das Verhalten gegen obige Reagenten das gleiche.

Obgleich einige der genannten Reactionen mit denen des Glutins und Chondrins zusammenfallen, so sprechen doch die übrigen eher dagegen, oder für die Anwesenheit anderer Stoffe, welche diese Reactionen in sich vereinigen, bis jetzt aber nicht isolirt werden konnten. Jedenfalls ist, da schon Leimlösungen von 1 : 150 gelatiniren, obiger Kochrückstand

aber erst bei einer Einengung auf wenige Gramme gelatinirte, falls der gelatinirende Körper überhaupt ein Leim ist, die Menge desselben außerordentlich viel geringer, als bei Säugethieren.

2. Untersuchung von Seidenraupenpuppen auf Leimgehalt.

Untersuchung der Seidenraupenpuppen.

15 Puppen vom Eichenspinner (Antherea Pernyi) wurden zerkleinert mit kaltem Wasser zugesetzt und mehrere Stunden gekocht und filtrirt. Beim Eindampfen erhielt man eine dickliche Flüssigkeit, die nicht gelatinirte, wohl aber beim Erkalten Salze ausschied. Ein Theil dieser Flüssigkeit wurde mit kochendem Wasser verdünnt und filtrirt. Das etwas opalescirende Filtrat zeigte folgende Reactionen:

Alkohol fällte es weißlich, der Niederschlag löste sich wieder bei Wasserzusatz.

Gerbsäure brachte weißflockige Fällung, Chlorwasser nur geringe Trübung, Sublimatlösung sogleich reichlichen, Alaunlösung erst beim Stehen spärlichen weißlichen, Säuren und Kupfervitriol gar keinen Niederschlag hervor.

Trotz dieser Reactionen spricht der Mangel an Fähigkeit, zu gelatiniren, entschieden gegen die Anwesenheit eines leimähnlichen Stoffes.

Auch Schreiner erwähnt bei seiner chemischen Untersuchung der Maikäfer*) nichts von einem Stoff, der dem Glutin oder Chondrin der Wirbelthiere gleichkäme, sondern neben Leucin, Sarkin, Xanthin, oxalsauren und harnsauren Salzen nur einen neuen Körper, Melolonthin.

3. Untersuchung der Auster auf Leimgehalt.

Untersuchung der Auster.

Von zwei Austern wurde der Inhalt und die Schalen gesondert behandelt, zerkleinert mit kaltem Wasser zugesetzt und durch längere Zeit gekocht. Das Filtrat zeigte, bis zu hoher Concentration abgedampft, keine Gelatinirung beim Erkalten, sondern schied nur Salze aus. Das Verhalten

*) Annalen der Chemie 1872. B. 161, pag. 252.

des wieder verdünnten Filtrats gegen Reagentien war völlig so wie das des Puppenextractes und das Gesagte gilt sowohl für das Körperextract, als für das viel weniger reichliche Schalenextract. Mithin ist auch hier der Befund für Leimstoffe ein n e g a t i v e r.

Laboratorium der kgl. Thierarzneischule.

O. S c h m i d t."

Dreizehnter Brief.

Die Stammesgeschichte des Keim-Protoplasmas.

Nachdem uns die im vorigen Briefe durchgeführte Vergleichung der wichtigsten Gruppen und Typen des Thierreiches die für den Fortschritt der Morphogenesis entschieden tröstliche Aussicht eröffnet hat, die Vererbung des Typus auf eine bestimmte chemisch-physikalische Beschaffenheit des Keimprotoplasmas zurückzuführen, wollen wir uns, um zu einem Verständniß der phylogenetischen Fortentwicklung zu gelangen, folgender Betrachtung zuwenden, wobei wir uns auf den Typus der Wirbelthiere und seine Fortentwicklung beschränken:

Anfangsstadien der Phylogenese der Wirbelthiere.

Setzen wir den Satz als richtig voraus, daß die Stadien der Stammbaumgeschichte den Stadien des individuellen Entwicklungsganges entsprechen, so hätten wir als Anfang der Phylogenese der Wirbelthiere ein wurzelfüßerartiges Geschöpf, dann einen Unicellulaten, darauf einen Multicellulaten vom Charakter eines Coelenteraten mit centraler Nahrungshöhle und einfacher Leibeswand, dann einen Protenteraten mit Spaltung der Leibeswand in Darmschlauch und Hautmuskelschlauch, die durch ein mit Lymphe gefülltes Perigastrium getrennt sind, und endlich den Protovertebraten, d. h. einen Enteraten, bei dem eine Rückensaite aus Chondrigen auftritt. Nach dem Obigen handelt es sich hiebei um eine fortschreitende Metamorphose des Keimprotoplasmas aus dem indifferenziven Zustande des Wurzelfüßer-

protoplasmas in den differenziven der Zellenthiere, aus dem secessiven der Unicellulaten in den adhäsiven der Multicellulaten, aus dem alymphagenen der Coelenteraten zu dem lymphagenen der Darmthiere, und aus dem fluidolymphagenen der wirbellosen Darmthiere zu dem plastogenen, in specie chondrigenen der Wirbelthiere.

Causalzusammenhang derselben.

Es ist leicht ersichtlich, daß eine solche allmälige Metamorphose eine ganz naturgemäße Fortentwicklung wäre, da jede folgende Stufe als eine ganz einfache Consequenz aus der vorhergehenden durch leichte Modification entstehen kann, wie ich das pag. 296 darlegte: Durch Herabminderung der amöboiden Fähigkeit wird das indifferenzive Protoplasma differenziv, durch noch weitergehende adhäsiv. Die lymphagene Disposition hat natürlich die adhäsive zur Voraussetzung, da Lymphe nur in einem Zellconglomerate entstehen kann, und sie wird hier schließlich entstehen, sobald die Zusammenhäufung der Zellen derart sich steigert, daß nicht mehr jede Zelle ihre Stoffumsatzproducte direct nach außen abgeben kann.

Die lymphagene Disposition ist deshalb eine einfache Steigerung der adhäsiven Disposition. Ebenso natürlich entwickelt sich daraus die plastogene (chondrigene, collagene, elastigene), es handelt sich nur um eine Zunahme der Gerinnungsfähigkeit der in der Lymphe enthaltenen Absonderungsproducte.

Die phylogenetische aufsteigende Fortentwicklung ist mit einer Abnahme des Wassergehaltes des Protoplasma verbunden.

Ueberblicken wir diese ganze Kette von Protoplasmametamorphosen, so kommen wir zu der überraschend einfachen Erklärung, daß es sich der Hauptsache nach um eine successive Abnahme des Wassergehaltes des Protoplasmas, oder anders gesagt, um eine Zunahme seiner Dichtigkeit handelt. Soweit die bisherigen Analysen verschiedener Thierformen (namentlich die v. Bezolds) Aufschluß geben, ist auch in der That eine solche Differenz im Wassergehalt zwischen höheren und niederen Organismen vorhanden. So wird der Wassergehalt der zu den Coelenteraten gehörigen Quallen auf 998 Promille ange-

geben, den der Auster ohne Schale fand mein College Dr. O. Schmidt gleich 845 Promille, der der Wegschnecke ist 870 Promille, der eines Frosches gleich 800 Promille, dann der der Maus 708, der der Fledermaus 686, der des höchsten Säugethiers, des Menschen, 585. Wir werden auf diesen wie mir scheint höchst bedeutsamen Umstand später noch einmal, bei Besprechung des biogenetischen Grundgesetzes, zurückkommen. Zuvor wollen wir uns mit der Differenzirung der Vertebraten kurz beschäftigen.

Differenzirung in Knorpel- und Knochenthiere.

Bei dem Fortschritt innerhalb des Wirbelthiertypus ist unstreitig der erste entscheidende, von der Systematik längst benützte, der Uebergang von dem Zustand des Knorpelwirbelthieres in den des Knochenwirbelthieres. Hiebei handelt es sich um den Ersatz des die Knorpelgrundlage bildenden Chondrigens durch das die Knochengrundlage bildende Collagen, ein dem ersteren isomeres Albuminoid. Die Entwicklungsgeschichte zeigt uns nun klar, daß die Chondrigenerzeugung einer früheren Entwicklungsperiode angehört als die Collagenerzeugung. Daß das Collagen bei der Ueberführung des embryonalen Knorpels in Knochen an die Stelle des Chondrigens tritt, beweist, daß die collagene Disposition des Protoplasmas eine einfache Consequenz der chondrigenen ist, aus ihr hervorgeht, was sich chemisch zwar noch nicht erklären, aber jedenfalls so begreifen läßt: Jüngeres, wasserhaltigeres (?) Protoplasma scheidet Chondrigen ab, reiferes, wasserärmeres (?) seine isomere Modification, das Collagen.

Warmblütigkeit als Ursache der Haar- und Federbildung.

Der nächste entscheidende Fortschritt in der Phylogenese der Wirbelthiere ist das Auftreten der Warmblütigkeit, d. h. die Umwandlung des osteogenen Protoplasmas in calorigenes (wärmebildendes). Ich habe schon in einer früheren Publication*) mich über die Entstehung der warmblütigen Thiere geäußert und dort gezeigt, daß zwischen der Warmblütigkeit und der Entwicklung der Haare und Federn ein inniger Causalzusammenhang besteht, den ich jetzt so

*) Jäger, Skizzen aus dem Thiergarten pag. 318 ff.

ausdrücke: Wenn ein Thierkörper eine erheblich höhere Eigenwärme hat als im Mittel die ihn umgebenden Medien, so rufen negative Wärmeschwankungen der umgebenden Medien an der Oberfläche stattfindende Wärmeleitungen und Wärmestrahlungen hervor, und die darin liegenden Reizungen verursachen jene Wachsthumsbewegungen, welche zuerst zur Bildung von Lederhautpapillen und schließlich zur Bildung von Haaren oder Federn führen, und das ist eines der charakteristischesten Merkmale der Warmblüter. Wie die Wärmeaustausche an der Oberfläche den Anstoß zur Papillenbildung geben müssen, zeigt einfach folgende Erwägung:

Papillenbildung.

Die Grundlage jeder Papille ist eine Blutgefäßschlinge und ich stehe nicht an, zu behaupten, daß die Schlingenbildung des Blutgefäßes das primäre und die Ursache für die Papillenbildung ist, da an der Stelle, wo der Blutstrom eine Curve zu beschreiben hat, ein stärkerer mechanischer Reiz gegeben ist, der in gesteigertem Wachsthum sich äußern muß. Es frägt sich somit nur: In welchem Zusammenhange steht die Entstehung der Gefäßschlinge mit den oberflächlichen Temperaturausgleichungen? Meiner Ansicht liegt er ganz einfach darin, daß bekanntermaßen Hautreize Durchmesserveränderungen der Blutcapillaren der Haut hervorrufen. Da die Capillargefäße ein Maschennetz bilden und die Knotenpunkte des Netzes nicht verschiebbar sind, so muß jede Erschlaffung der Wandung, die begreiflich nicht blos eine Vergrößerung des Querdurchmessers, sondern auch eine solche des Längsdurchmessers erzeugt, eine bogige Krümmung des Stückes von einem Knoten zum anderen hervorrufen und zwar in der Richtung des geringsten Widerstandes, also mit der Convexität nach außen. Ich bemerke hiezu nur noch, daß die Entstehung von Haaren und Federn terrestrisches Leben voraussetzt, denn daß dauernd aquatisches Leben der Entwicklung dieser Epidermisorgane nicht günstig ist, zeigt die Rückbildung derselben bei den Cetaceen.

Schöpfungscentrum.

Weiter spricht die Thatsache, daß die Warmblüter in der hochtemperirten Vorzeit ganz fehlten, daß die Haar=

und Federnbildung am üppigsten in den kalten Erdstrichen und in der kalten Jahreszeit vor sich geht, daß die terrestrischen Schuppenthiere von dem Aequator an gegen die Pole rasch abnehmen, dafür, daß der genannte Hautreiz von niedriger Temperatur ausgeht, daß der Ort der Ornitho- und Mammaliogenesis die Polarländer waren und der Zeitpunkt der, „als es Mutter Erde in ihre beiden Pole zu frieren begann"*) daß wir mithin für die Warmblüter zwei getrennte Schöpfungsmittelpunkte, eine Arktis und eine Antarktis, anzunehmen haben. Die Nachkommen der antarktischen Protomammalier scheinen die Edentaten und vielleicht auch die Monotremen zu sein, die der antarktischen Protornithen die straußartigen Vögel, während alle übrigen Vögel und Säugethiere arktischer Abstammung wären. Diese Anschauung gibt allerdings wenig Hoffnung, daß wir die Reste der Protomammalier und Protornithen sobald finden werden, da sie in diesem Falle unter dem ewigen Schnee und Eis der Polarländer begraben wären.

Diese Umstände legen uns endlich die Anschauung näher, daß die calorigene Metamorphose des Protoplasmas ein Product veränderter Existenzbedingungen in Bezug auf die Wärmesumme und ihre Vertheilung, insbesondere der bekanntlich in der Kälte energischeren Einwirkung des Sauerstoffes ist.

Haar- und Federbildung als Consequenz der Keratogenie.

Wenden wir uns nach dieser Abschweifung wieder zu der Haar- und Federnbildung zurück. Da diese Hautorgane aus Hornstoff bestehen, so ist klar, daß ihre Ausbildung einen bestimmten Theil der bereits pag. 249 geschilderten vertebratogenen Protoplasmadisposition zur unerläßlichen Voraussetzung hat, nämlich die keratogene. Ich sage mithin jetzt: Als zu der keratogenen Disposition des Keimprotoplasmas sich die calorigene gesellte, war die Entstehung der Haare und Federn naturnothwendig gegeben, so gewiß, als mit der chondrigenen und collagenen Disposition des Keimprotoplasmas die Entstehung des Wirbelthierskelettes.

*) Jäger, Skizzen aus dem Thiergarten pag. 318.

Es darf hier nicht unerwähnt bleiben, daß die chemische Analyse bereits unzweideutige Mischungsunterschiede zwischen dem calorigenen Eiprotoplasma der Vögel und dem acalorigenen der Fisch- und Reptilieneier nachgewiesen hat: das der ersteren enthält Vitellin, in dem der letzteren hat man davon verschiedene Stoffe, wie Ichthydin, Ichthulin, Emydin 2c. gefunden, und es wäre jetzt schon, trotz unserer unvollständigen Kenntniß der colloiden Verbindungen, eine reiche wissenschaftliche Ernte zu prognosticiren, wenn sich ein Chemiker mit der comparativen Analyse der Thiereier beschäftigen würde.

Differenzirung der Warmblüter in Säuger und Vögel.

Fassen wir jetzt noch die Differenzirung der Warmblüter in Säugethiere und Vögel in's Auge. Haar- und Federbildung unterscheiden sich dadurch, daß bei den ersteren die Papille der Cutis in der Dicke der Epidermis stecken bleibt, während die Federbildungspapille ein ungeheures Wachsthum weit über die Körperoberfläche hinaus hat. Mithin beruht die Differenzirung auf einem gradweisen Unterschied im Papillenwachsthum und wir haben jetzt nur nach der Ursache hiefür zu suchen. Ich finde dieselbe vorzugsweise in dem Unterschied der Entwicklungsbedingungen. Beim Vogel ist schon der Embryo im Ei den oben genannten, von den Temperaturschwankungen der Umgebung ausgehenden Reizen ausgesetzt, welche ich für den äußeren Anstoß zum Hervorknospen der Papillen halte. Bei dem im Fruchthälter der Mutter sich entwickelnden Säugethier treten diese Reizungen erst nach der Geburt ein, so daß der Effect ein viel geringerer bleibt.

Ornithogenesis.

Die Ornithogenesis beruht deshalb auf der calorigenen Metamorphose des Keimprotoplasmas bei einem eierlegenden Thier; zur

Mammaliogenesis

Mammaliogenesis gehörte als Voraussetzung eine Art von Viviparie. Bezüglich der letzteren muß jedoch noch etwas hinzugefügt werden. Man könnte meiner Auffassung einwenden, daß die Haare der Säugethiere schon vor der Geburt entstehen, also zu einer Zeit, wo von einer Einwirkung der Wärmeschwankungen noch keine Rede sein könne.

Diesem Einwand möchte ich entgegenhalten, daß gerade bei den Beutelthieren, die wir aus den verschiedensten Gründen für die den Protomammaliern ähnlichsten erklären, die Jungen geboren werden, ehe auch nur eine Spur von Haarentwicklung vorhanden ist; dieselbe tritt erst ein, solange die Jungen im Beutel hängen und da dieser nach außen weit offen ist, so müssen die Jungen, wenn auch in sehr mäßigem Grade, von Wärmeschwankungen getroffen werden. Wir hätten dann nur anzunehmen, daß, nachdem sich einmal die Haarbildung dauernd festgesetzt hatte, sie unter die Herrschaft der Vererbung kam, d. h. in ihren Anfängen nicht mehr von dem Obwalten derjenigen Existenzbedingungen abhängig war, welche den ersten Anstoß zu ihr gaben. Allerdings setzt dies eine bestimmte Modification des Keimprotoplasmas voraus, wie jede andere Vererbung, und wir werden über sie solange nichts aussagen können, bis wir, was noch nicht geschehen, eine chemische Analyse der Säugethiereier mit den bekannten Analysen der Vogeleier vergleichen können. Vorläufig wissen wir nur, daß das Eieralbumin des Vogeleiweißes verschieden ist von dem Serumalbumin der Säugethiere.

Phylogenetische Metamorphose des Keimprotoplasma.

Werfen wir jetzt noch einmal einen Rückblick auf das, was in diesem und dem Anfang des vorigen Briefes gesagt worden ist, so ergibt sich, daß das Wesen der phylogenetischen Fortentwicklung in einer allmälig im Laufe vieler Generationen sich vollziehenden Metamorphose des Keimprotoplasmas aus einem primären, keiner Differenzirung fähigen Zustand in einen immer mehr und mehr, und zwar nach bestimmten Richtungen hin, differenzirungsfähigeren besteht. Diese Metamorphose vollzieht sich durch successive Hervorbildung einer ganz bestimmten Reihe von Protoplasmadispositionen, von denen jede die Vorbedingung für die nächstfolgende ist, und zwar so, daß die letztere absolut nicht entstehen kann ohne die erstere, wie wir dies oben für einige dieser Dispositionen des Näheren dargelegt haben. Jede der späteren dieser Dispositionen unterscheidet sich von der vorhergehenden durch größere Spezificirtheit und Complicirt-

heit. Wir können diese Stufenleiter von Protoplasmadispositionen einen allmäligen Reifungsproceß nennen, und der Vergleich, den Schmitz-Dumont*) mit dem langsamen, Jahrzehnte hindurch fortdauernden Umänderungsproceß unserer Spirituosen, der ja bekanntlich auch nie stille steht, macht, ist, wie wir sehen werden, ein ziemlich glücklicher.

Vergleich mit dem Wein im Fasse.

Suchen wir uns von diesem Reifungsproceß eine nähere Vorstellung zu verschaffen. Der äußerliche Vorgang ist folgender: Der im vorhergehenden Briefe beschriebenen Gewebsdifferenzirung erliegen zuerst die Zellen des äußeren Keimblattes und des Darmdrüsenblattes, am spätesten die des mittelsten Keimblattes. Aus diesem scheidet sich, ehe die Differenzirung auch sie ergriffen hat, eine Gruppe von Embryonalzellen als Anlage der Geschlechtsorgane so ab, daß dieselben, oder wenigstens deren Centralzellen, im weiteren Verlauf vor allen differenzirend wirkenden Einflüssen der Außenwelt geschützt sind, wie der Wein im Fasse. In dieser geschützten Lage bewahren sie, wie wir im vorigen Briefe sahen, einmal ihre embryonide Beschaffenheit, zweitens unterliegen sie einem äußerst langwierigen, bei langlebigen Wirbelthieren Jahrzehnte dauernden Reifungsproceß, und das wiederholt sich von Generation zu Generation, das heißt, jedesmal wird ein Theil des Keimprotoplasmas aus dem individuellen Entwicklungsgang ausgeschaltet, so daß dieses aus dem Zustand des Keimprotoplasmas gar nie herauskommt. Der Embryologe Götte hat in seiner Arbeit über die Entwicklung des Unkeneies die meiner Ansicht nach absolut falsche Lehre von der Discontinuität des Lebens aufgestellt; seiner Bezeichnungsweise folgend, spreche ich von der Continuität des Keimprotoplasmas durch alle Generationen hindurch und sehe darin, daß es immer sofort wieder eingekapselt und auf seine eigenen Lebenskräfte angewiesen wird, etwas ganz Aehnliches, wie wenn ein Wein immer nur aus

Theorie von der Continuität des Keimprotoplasmas.

---

*) Der Wachsthumsprozeß als Ergänzung des Darwinismus. Dresden, 1875. Pag. 8.

einem Faß herausgenommen und rasch in ein anderes eingefüllt wird, so daß er stets derselbe und sich selbst überlassen bleibt. Wie ein solcher Wein nur dadurch Wein bleibt (anstatt abzusterben und Essig zu werden), weil er vor der zersetzenden Einwirkung der atmosphärischen Luft beschützt wird, so bleibt hier das Keimprotoplasma stets Keimprotoplasma, ohne durch Verhornung oder Mucinbildung abzusterben oder durch Reizungsvorgänge in leitendes oder leistendes Protoplasma (siehe pag. 226) verwandelt zu werden. Wie aber der Wein trotzdem sich fortwährend chemisch verändert und immer wieder andere und wahrscheinlich immer complicirtere Bouquete in sich erzeugt, so kann auch das continuirliche Keimprotoplasma unter den nachher zu bezeichnenden Verhältnissen eine *fortschreitende Veränderung in der Richtung einer höheren Differenzirungsfähigkeit* erfahren. Der Unterschied vom Wein besteht nun allerdings darin, daß beim Thier das Faß lebendig ist und das Keimprotoplasma sich seinem Einfluß nicht entziehen kann, während der Wein durch das Faß nur vor der Differenzirung durch die Einflüsse der *Außenwelt* beschützt wird.

Differenzivität des Protoplasmas ist gleich Empfindlichkeit.

Vergleichen wir die Protoplasmadisposition eines niederen Thiertypus, z. B. der Wurzelfüßer, mit der eines höheren, z. B. eines Gliederfüßlers oder Wirbelthieres, so kommen wir zur Einsicht, daß einer der Unterschiede eine Differenz im *Grad der Empfindlichkeit gegen äußere Agentien* ist. Das Wurzelfüßerprotoplasma verändert seine Beschaffenheit nicht, je nachdem es mit oder außer Berührung mit lufthaltigem Wasser ist, es bleibt immer ein und dasselbe. Das Protoplasma der Insecten dagegen ist gegen solche Differenzen empfindlich, denn die Partien, die mit der Luft oder lufthaltigem Wasser in Berührung kommen, liefern eine plastische Absonderung, das Chitin, während die innerlichen Zellen, die vor diesem Einfluß geschützt sind, nur flüssigbleibende Absonderungen liefern und ihr Protoplasma in Muskel-, Nerven- und Fettzellenprotoplasma rc. umwan-

deln. Noch empfindlicher ist das Protoplasma der Wirbelthiere; während bei den Articulaten die Binnenzellen unter allen Verhältnissen, wie sie im Innern gegeben sind, nur einerlei, und zwar flüssigbleibende Absonderungen (Lymphe) liefern, sind bei den Wirbelthieren schon geringe Unterschiede in den inneren Bewegungsverhältnissen im Stande, modificirend auf die Art der Absonderung zu wirken. So sahen wir pag. 254, daß dieselben an den Orten, wo völlige Ruhe herrscht, chondrigene, da, wo mäßige Verschiebungen stattfinden, collagene und elastische Abscheidungen, und endlich nur da, wo stärkere Bewegung herrscht, flüssigbleibende fibrinhaltige Secretionen liefern.

Daraus gewinnen wir den Satz: Die während der Stammesgeschichte stattgefundene Metamorphose des Keimprotoplasmas war eine zunehmende Steigerung seiner Empfindlichkeit gegen die äußeren Bedingungen des Kraft- und Stoffwechsels, eine größere Labilität seiner chemischen Zusammensetzung. Daß damit auch eine Zunahme der Complicirtheit in der qualitativ chemischen Zusammensetzung einherging, ist a priori sehr wahrscheinlich, und zwar aus Gründen, die ich später angeben werde.

Verweichlichung des Keimprotoplasmas.

Die eben gewonnene Vorstellung, daß die höhere Differenzirungsfähigkeit des Keimprotoplasmas der höher organisirten Thiere auf einer größeren Empfindlichkeit desselben gegen äußere Einflüsse beruhe, gestattet uns auch noch eine weitere Vermuthung bezüglich der Ursache, durch welche diese höhere Empfindlichkeit herbeigeführt worden ist. Da wir allen Grund haben, Erscheinungen, die man am ganzen Thiere wahrnimmt, auch auf das Protoplasma überhaupt zu übertragen, so dürfen wir hier an die Thatsache appelliren, daß die Empfindlichkeit eines Thieres gegen äußere Einflüsse zunimmt, wenn wir dasselbe vor den Insulten dieser Einflüsse möglichst beschützen, also **verweichlichen**; dem entgegen wird ein Thier umso unempfindlicher, je mehr wir dasselbe durch Blosstellung **abhärten.**

Es unterliegt nun gar keinem Zweifel, daß ein solcher Gegensatz von Abhärtung und Verweichlichung entschieden zwischen den Keimen vergleichbarer niederer und höherer Thiere besteht. Ich will hiefür nur Einiges anführen. Z. B. bei den Fischen und Amphibien entwickeln sich die Eier in viel exponirterer Stellung als bei den übrigen Wirbelthieren. Die Eier der Vögel brauchen zu ihrer Entwicklung der Bebrütung, die der Reptilien im Allgemeinen nicht. Beim höchsten Wirbelthier, dem Säugethier, ist die Entwicklung nur im Mutterleib unter steter Ernährung möglich. Die Keime der Coelenteraten, Echinodermen und vieler Weichthiere und Würmer vertragen schon in einem sehr unentwickelten Zustande der Körperdifferenzirung die Insulten der Außenwelt, während die der Artikulaten und Vertebraten dies erst im fortgeschritteneren Zustande zu thun vermögen. Die niederen Krebse werden schon als Nauplius geboren, die höheren erst als Zoea ꝛc.

Differenz der Empfindlichkeit.

Dadurch erwächst die Vorstellung, daß die schon pag. 285 geschilderte, immer weiter fortschreitende Einkapslung und dadurch bewirkte Beschützung der Keimzellen vor den Insulten der Außenwelt die Verweichlichung und höhere Differenzirungsfähigkeit des Keimprotoplasmas herbeigeführt habe. Wir können jetzt noch einmal den Vergleich mit dem Wein im Faß aufnehmen und sagen: Die fortschreitende Metamorphose des Keimprotoplasmas zu höherer Differenzirungsfähigkeit wird herbeigeführt durch zunehmende Dicke und Dichte der Faßwand. — Besehen wir uns diesen Punkt etwas näher:

Verweichlichung ist Folge der Einkapslung.

Was zunächst die Dicke betrifft, so besteht unläugbar dieser Unterschied zwischen höheren und niederen Thieren in vielfacher Wiederholung, so z. B. ganz allgemein zwischen den Darmthieren und den darmlosen Coelenteraten: bei den letzteren ist die Schichte, welche die Geschlechtszellen während ihrer Reifung von der Außenwelt scheidet, um ein Vielfaches dünner als bei den ersteren. Unter diesen ist wieder

Grad der Einkapslung bedingt durch Wandstärke der Kapsel.

beim höchsten Typus, dem der Wirbelthiere, der Herd der Geschlechtszellenreifung viel versteckter, gegen die Einwirkung der Außenwelt gesicherter als bei den Gliederthieren und Mollusken. Auch innerhalb des einzelnen Typus können wir überall solche Unterschiede zwischen höheren und niederen finden, z. B. unter den Stachelhäutern entwickeln sich die Geschlechtszellen bei den nieder organisirten Crinoideen äußerlich an den sogenannten Pinnulae, bei den höher organisirten Seeigeln und Seesternen im Innern des Körpers. Ganz derselbe Gegensatz besteht unter den Coelenteraten zwischen den nieder organisirten Hydrozoen und den höher organisirten Korallthieren (Anthozoen). Bei den Krebsen bringt es die durchschnittlich viel geringere Körpergröße der niederen Entomostraken mit sich, daß ihre Geschlechtszellen weniger beschützt sind als die der größeren, höher differenzirten Malacostraken. Die höher organisirten Articulaten sind im Vergleich zu den Mollusken durch die dichte Chitinhülle im Vorsprung.

Unterschied in der Dichtigkeit der Kapselwand.

Wir müssen aber auch noch die Dichtigkeit der Faßwände in's Auge fassen, denn sie spielt bei der Beschützung der Geschlechtszellen eine ebenso bedeutende Rolle, wie die Wandstärke. Hiebei kommen mehrere Verhältnisse in Betracht. In erster Linie ist die Thatsache hervorzuheben,

Wassergefäßsystem.

daß fast alle nieder stehenden Enteraten ein Wassergefäßsystem besitzen, durch welches das Wasser zwischen Leibeswand und Darmwand, also in's Perigastrium, gelangt und so an die Bildungsstätte der Geschlechtszellen äußerst nahe herantritt. Das scheint mir nebst der Chitinhülle der Articulaten der Schlüssel für die niedere Organisation der Mollusken, Scoleciden und Stachelhäuter gegenüber den Gliederthieren und Wirbelthieren zu sein. Unter den letzteren ist es bezeichnend, daß bei den Gliederthieren die nieder stehenden Ringelwürmer durch ihre Segmentalorgane eine Verbindung von Außenwelt und Perigastrium herstellen. die den Articulaten fehlt, und daß unter den Wirbelthieren die niederstehenden Fische in ihrem Porus genitalis eine eben-

solche Communication von Außenwelt und Perigastrium haben, die den höher stehenden Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugethieren fehlt, denn bei ihnen schließt sich an die Geschlechtsöffnung ein langer Genitalschlauch an, der keinen directen Eintritt des Wassers oder der Luft in das Perigastrium gestattet.

Quellbarkeitsunterschiede der Kapselwand.

Bei der Dichtigkeit der Faßwände handelt es sich jedoch nicht blos darum, ob größere Oeffnungen dieselben durchsetzen, sondern auch um den Grad ihrer Porosität. Bei den im Wasser lebenden Thieren kommt die Quellbarkeit in Betracht und in dieser Beziehung ist es, wie schon pag. 312 bemerkt, bestätigend für meine Auffassung, daß die niederen Thiere, wie Coelenteraten, Mollusken ꝛc., eine gallertige Körperbeschaffenheit und ein wasserhältigeres Körpergewebe haben, während bei allen höheren Wasserthieren der Körper viel fester und wasserärmer ist. Ja, gerade die niedersten vielzelligen Thiere, die Schwämme und Coelenteraten, unterscheiden sich schon von den Mollusken und Stachelhäutern durch die äußerst weiche, wasserhaltige und Wasser durchlassende Körperbeschaffenheit. Unter den Mollusken sind wieder die niederer stehenden zweischaligen Muscheln und Schnecken, entschieden gallertiger, also quellbarer als die höher stehenden, Tintenfische, deren zähes Fleisch jedem bekannt ist, der eines dieser Thiere einmal gegessen hat. Hieher gehört sicher auch die Thatsache, daß die in der Luft lebenden Thiere im Allgemeinen höher organisirt sind als die Wasserthiere des gleichen Typus, z. B. die Tausendfüße, Spinnen und Insecten höher als die Krebse, die Luftwirbelthiere im Allgemeinen höher als die im Wasser lebenden Fische und Amphibien, denn der thatsächlich höhere Wassergehalt der Körpergewebe der Wasserthiere gegenüber dem der Luftthiere bedingt eben doch eine intensivere Einwirkung des Wassers auf die Geschlechtszellen, als dies bei den Luftthieren der Fall ist.

Vergleichen wir die Luftthiere unter einander, so liegt auf der Hand, daß die kleinen, mit einem äußerst fein ver-

zweigten Luftgefäßsystem ausgerüsteten Insecten der differenzirend wirkenden Atmosphäre viel energischer ausgesetzt sind, als die durchschnittlich viel größeren, die Luft nur in ein einziges Organ aufnehmenden Luftwirbelthiere, und *demgemäß sind die Geschlechtszellen der letzteren unter allen Thieren die beschütztesten.*

Beschützung vor kinetischen Einwirkungen.

Zu den Einflüssen der Außenwelt, vor welchen meiner Ansicht nach das Keimprotoplasma geschützt werden muß, wenn es zu höheren Stufen der Differenzirungsfähigkeit heranreifen soll, gehören jedoch nicht blos die stofflichen Einwirkungen der äußeren Medien, sondern, wie wir im vorvorigen Brief gesehen haben, auch die *kinetischen.* Da die Geschlechtszellen nicht mit dem Reizzellensystem in Verbindung stehen, auch durch ihre Lage vor grob mechanischen Einflüssen bewahrt sind, so kommt nur noch eine Reizsorte in Betracht: *die Wärmeschwankungen.* Dies ist meiner Ansicht nach der Schlüssel für die Thatsache, daß *die warmblütigen Thiere alle kaltblütigen an Höhe der Organisation,* also an Differenzirungsfähigkeit ihres Keimprotoplasmas *überragen.* Da bei den Warmblütern die Körpertemperatur in hohem Grade unabhängig ist von dem Wärmegrad der Umgebung, so befinden sich bei ihnen die Geschlechtszellen in einer stets sich gleichbleibenden Temperatur, während die der Kaltblüter, wenn auch in abgemindertem Maße, allen Wärmeschwankungen der umgebenden Medien ausgesetzt sind. Also auch von dieser Seite her erweisen sich die Geschlechtszellen der höchsten Thiere als die beschütztesten.

Einfluß der Warmblütigkeit durch Reizungsausschluß.

Synthetischer Einfluß der Warmblütigkeit.

Für hochwichtig halte ich den weiteren Umstand, daß das Keimprotoplasma der Warmblüter seinen Reifungsproceß in einer absolut *viel höheren Temperatur* durchmacht als das der Kaltblüter. Wie uns die Chemiker lehren, ist lange Einwirkung mäßiger Wärmegrade eines der kräftigsten Mittel, um die Synthese, d. h. die Vereinigung niedrig zusammengesetzter chemischer Verbindungen zu solchen höherer Ordnung zu erzwingen. Ob in dem Keimprotoplasma der

Warmblüter wirklich solche höhere Synthesen stattfinden, im Gegensatz zu dem der Kaltblüter, kann natürlich nur die vergleichende Analyse feststellen, allein zunächst müssen wir uns mit der Erkenntniß zufrieden geben, daß eine der Bedingungen hiezu vorhanden ist und daß der Eintritt solcher höherer Synthesen nothwendig die Differenzirungsfähigkeit steigern muß.

Einfluß des Erhaltungsstoffwechsels auf das Keimprotoplasma.

Wir können nun noch von anderer Seite her eine Vermuthung über die qualitative Verschiedenheit des Keimprotoplasmas höherer und niederer Thiere äußern. Das höhere Beschütztsein des Keimprotoplasmas wird durch Verhältnisse herbeigeführt, welche gleichbedeutend sind mit einer größeren Complicirtheit des Körperbaues, d. h. mit weiter gehender Gewebsdifferenzirung und Organdifferenzirung. Damit wächst nothwendig die chemische Complicirtheit des Erhaltungsstoffwechsels und damit steigt die Zahl der in den Gewebssäften und dem Blute befindlichen Verbindungen. So isolirt und eingekapselt nun auch das Keimprotoplasma der Geschlechtszellen ist, so kann es sich doch den Einwirkungen der chemischen Gesammtconstitution des Körpers, namentlich der des Blutes, nicht entziehen. So dürfen wir annehmen, daß der Fortschritt zu höherer Differenzirungsfähigkeit auch der Beimengung einer *steigenden Zahl verschiedener organischer Verbindungen*, wie sie aus dem Gesammtstoffwechsel hervorgehen, zu verdanken ist, und wenn an der im zehnten Briefbekämpften *Darwin*'schen Theorie von der *Pangenesis* etwas Wahres ist, so möchte ich es auf diesen Stoffwechseleinfluß beziehen, der bewirkt, daß dem Keimprotoplasma gewissermaßen eine *Quintessenz des Gesammtstoffwechselproductes* beigemengt wird. Indem diese Beimengungen einen richtunggebenden Einfluß auf die Entwicklung des Individuums ausüben, sind sie es, welche die strenge Vererbung der *specifischen* Charaktere des Erzeugers auf den Nachkommen veranlassen. Die Natur dieser specifischen Beimengungen wird wohl das sein, auf was uns die Detailforschung am längsten die Antwort schuldig bleiben

Was ist Wahres an der Pangenesis?

wird, und zwar wahrscheinlich solange, als wir in den chemischen Analysen organischer Körper noch der viel- — oder wenn man so will — nichtssagenden Rubrik der „Extractstoffe" begegnen, denn in ihr steckt meiner Ansicht nach ein Theil des Räthsels der Vererbungsstrenge, d. h. der Thatsache, daß aus dem Keimprotoplasma z. B. eines Säugethieres nicht eben nur wieder ein beliebiges Säugethier, sondern ein seinem Träger möglichst ähnliches wird. Viel leichter und deshalb auch einladender für die Detailforschung scheint mir dagegen die chemische Ermittlung jener Keimprotoplasmaeigenschaften zu sein, auf welche die Vererbung des Gruppencharakters, also z. B. des Fischcharakters, Articulaten- oder Vertebratencharakters beruht, für die ich oben einstweilen in Ermangelung von etwas Besserem rein symptomatische Bezeichnungen gewählt habe.

Unterschied von Darwins Pangenesis und meiner Theorie von der Continuität des Keimprotoplasmas.

Hier muß ich noch einmal den Gegensatz zwischen *Darwin's* Theorie von der *Pangenesis* und meiner Theorie von der *Continuität des Keimprotoplasmas* hervorheben. Ersterer geht von der Vorstellung aus, daß Eier und Samen in dem sich entwickelnden Thiere durch das Zusammentreten der Keimchen aller bestehenden Körpertheile gewissermaßen ganz *von neuem* gebildet werden. Meine Theorie sagt, es liege keinerlei Neubildung vor, sondern eine *Reservirung von Embryonalzellen*, die in die frühesten Entwicklungsstadien des Embryo hinaufreicht, und diese meine Anschauung wird durch die Thatsachen der Ontogenie bestätigt. Aus ihr erklärt sich, wie schon früher bemerkt, die außerordentliche Zähigkeit der Vererbung, weil eben die Keimzellen so früh von den ontogenetisch sich fortentwickelnden sich loslösen, zu einer Zeit, wo den abändernd einwirkenden Einflüssen der Außenwelt noch wenig Spielraum gegeben ist. Wir begreifen auf Grund dieser Theorie, warum sogenannte erworbene Eigenschaften so schwierig sich vererben. Solange eine solche Eigenschaft nicht im Stande ist, die Blutmischung oder die Blutvertheilung wesentlich zu alteriren, wird sie lediglich keine Aussicht haben, erblich zu

werden, da der Organismus auf die in ihm eingekapselten Geschlechtszellen nur mittelst des Blutes einzuwirken vermag, denn der nervöse Einfluß, der der mächtigste differenzirende Factor im Thierkörper ist, reicht nicht an die Geschlechtszellen heran.

Ist die Veränderung des Keimprotoplasmas od. die des jeweiligen Trägers das primäre?

Da die phylogenetische Fortentwicklung unbedingt auf eine Abänderung des Keimprotoplasmas zurückzuführen ist, so haben wir jetzt auch die Frage zu beantworten: Ist die phylogenetische Veränderung des Keimprotoplasmas das primäre oder die des Körpers, in dem es eingekapselt ist? Nach meiner Auffassung von der Continuität des Keimprotoplasmas möchte ich mich eher für das letztere entscheiden, also dahin, daß neue Charaktere zuerst von dem jeweiligen Träger des Keimprotoplasmas während seiner individuellen Entwicklung durch eine Aenderung der Entwicklungsbedingungen erworben werden müssen, und daß sie erst dann erblich werden, wenn sie derart sind, daß sie in den Reifungsproceß des Keimprotoplasmas eingreifen können. Allerdings will ich damit nicht sagen, daß eine primäre Veränderung des Keimprotoplasmas und in Folge dessen das, was Kölliker eine heterogene Zeugung nennt, unmöglich sei, sondern nur, daß zu ihrer Herbeiführung ganz exceptionelle Umstände gehören.

Häckel sagt ganz richtig: Die Vererbung und die Anpassung sind physiologische Functionen des Protoplasmas. Ich will es versuchen, im Folgenden diesen Satz näher zu erörtern.

Wesen der Vererbung.

Die Function der Vererbung überhaupt besteht darin, daß ein bestimmt zusammengesetztes und gebautes Protoplasma unter den ganz gleichen Entwicklungsbedingungen stets das gleiche Endproduct liefert, einfach nach dem Satz, daß gleichen Ursachen gleiche Wirkungen entsprechen, und der Forschung bleibt hier nur die allerdings sehr schwierige und auf lange hinaus nur näherungsweise zu lösende Aufgabe, in welchem zwingenden Causalzusammenhange Gang

und Ziel der Entwicklung mit der specifischen Beschaffenheit des Keimprotoplasmas steht.

Constanz der Vererbung.

Der zweite Punkt bei der Vererbung ist die Constanz derselben, d. h. die Thatsache, daß die Nachkommen in außerordentlichem Grade den Erzeugern gleichen. Diese Thatsache findet ihre Erklärung durch meine Theorie von der Continuität des Keimprotoplasmas. Während nun die alte Schule der Constanzianer, wie ich die Gegner der Descendenzlehre nenne, behauptet, die Vererbung sei unter allen Umständen constant, lehren die Transmutisten, daß dem Keimprotoplasma auch die Function der Anpassung zukomme, d. h. daß es, unter andere Verhältnisse gebracht, sich verändere, und daraus erklären sie die Differenzirung des Thierreiches in verschiedene Typen, Organisationsstufen 2c.

Anpassungsfähigkeit des Protoplasmas.

Die Annahme absoluter Constanz widerlegt durch die Gewebsdifferenzirung.

Die Ansicht der Constanzianer ginge also dahin: das einheitliche Keimprotoplasma eines Organismus spaltet sich im Beginne der Ontogenie in zwei Gruppen von Embryonalzellen; diejenigen Zellen, welche sich zu dem Individuum fortentwickeln (ontogenetische Gruppe), bestehen aus anpassungsfähigem Protoplasma, was daraus hervorgeht, daß sie sich in die verschiedenartigen Gewebszellen des erwachsenen Thieres differenziren; die zweite Gruppe, die als Geschlechtszellen reservirt wird (phylogenetische Gruppe), besteht aus Protoplasma, dem die Anpassungsfähigkeit absolut mangelt. Darin liegt einfach eine Leugnung der Congruenz von Ursache und Wirkung. Die ontogenetischen und die phylogenetischen Embryonalzellen sind Theilproducte eines und desselben Protoplasmas und können deshalb unmöglich in so capitaler Weise differiren. Dem gegenüber sagen wir Transmutisten: wenn die eine Hälfte des Keimprotoplasmas die Fähigkeit der Anpassung besitzt, so kommt sie auch der anderen zu, und die Veränderungen, welche in den phylogenetischen Embryonalzellen bis zu dem Augenblicke ihrer Ausstoßung aus dem Mutterorganismus vorgehen und die namentlich bei den meroblastischen Eiern recht

bedeutend sind, beweisen auch thatsächlich, daß den Geschlechtszellen die Fähigkeit der Anpassung ebenso gut zukommt, wie den ontogenetischen Embryonalzellen. Der Transmutist sagt also: Die zunächst mehr hypothetisch ausgesprochene phylogenetische Differenzirung des Thierreiches entspringt der gleichen Anpassungsfähigkeit des Protoplasmas, die sich so handgreiflich in der Ontogenesis verfolgen läßt.

Widerlegt aus der chemischen Natur des Protoplasmas.

Die Behauptung der Constanzianer, daß das Keimprotoplasma nicht anpassungsfähig sei, ist übrigens nicht blos unhaltbar angesichts der Anpassungsfähigkeit des bei der Ontogenese sich entwickelnden Theils desselben, sondern auch gegenüber der Natur des Protoplasmas überhaupt. Die Chemie lehrt uns, daß selbst Elemente wie Schwefel, Phosphor 2c. in isomeren Modificationen auftreten können — und das heiße ich Anpassungsfähigkeit an differente Existenzbedingungen — sie lehrt uns, daß die Möglichkeit der Anpassung, d. h. der Isomerienbildung in dem Maße steigt, als die Zahl der Elemente und Atome einer chemischen Verbindung zunimmt. Nun haben bekanntlich die Albuminate, also die Verbindungen, aus welchen das Protoplasma aufgebaut ist, die höchste Elementzahl und die höchste Atomzahl, und diese allein sollten die Fähigkeit der Anpassung durch Isomerienbildung nicht besitzen?

Widerlegt aus dem physikalischen Bau des Protoplasmas.

Zu dieser Anpassungsfähigkeit, die mit der chemischen Constitution der Albuminate gegeben ist, kommt jetzt noch die durch den physikalischen Aufbau des Protoplasmas bedingte, von dessen Anpassungsfähigkeit ich bei der Schilderung der Gewebsdifferenzirung und der phylogenetischen Differenzirung ein Bild entworfen habe. Es handelt sich hiebei nicht blos um die der größten Variation fähigen Verhältnisse zwischen Grundsubstanz, Protoplasmakörnern und Quellungsflüssigkeit nach Zahl, Größe, Lage, Gestalt, chemischer Natur 2c., sondern eben auch darum, daß das Protoplasma, als eine quellungsfähige, colloide Substanz, das Eindringen aller möglichen krystalloiden chemischen Verbindungen, soferne sie in

der Quellungsflüssigkeit löslich sind, in sich aufnehmen kann, also die Befähigung hat, eine ganz erstaunliche Mannigfaltigkeit der chemischen Zusammensetzung zu bekommen.

Der Anstoß zu allen diesen Modificationen geht begreiflicherweise von den Existenzbedingungen aus, und eben die Fähigkeit, unter dem Einfluß derselben sich zu modificiren, nennen wir die Function der Anpassung.

Die phylogenetische Abänderung einer Thierform kommt nur dann zu Stande, wenn äußere Umstände eintreten, welche durch die Substanz des Erzeugers hindurch auf das in ihm eingekapselte Keimprotoplasma abändernd wirken, d. h. Anpassungserscheinungen in ihm hervorrufen.

Warum pflanzen sich die Organismen fort?

Werfen wir jetzt die Frage auf: Was ist die mechanische Ursache, daß die Organismen, in specie die Thiere, überhaupt sich fortpflanzen, d. h. Keime erzeugen, die, sobald sie frei werden, sich in gleicher Weise differenziren wie die Erzeuger? Ich discutire sie nicht in der Hoffnung, eine völlig genügende Antwort geben zu können, sondern mehr, weil wir dadurch Gelegenheit haben die in vorliegendem Brief niedergelegten Auffassungen noch von einer anderen Seite zu beleuchten.

Fortpflanzung bei secessivem Protoplasma.

Bei den protoplasmatischen und einzelligen Thieren fällt die Frage nach den mechanischen Ursachen der Fortpflanzung mit der Frage nach den Ursachen des Wachsthums und der Theilung zusammen, nicht so bei den vielzelligen Thieren, namentlich den Thieren mit einem höher differenzirbaren Protoplasma. Hier kommen noch einige Momente in Betracht, die wohl der Mühe werth sind, in's Auge gefaßt zu werden. Die Antwort ergibt sich uns aus dem, was ich bereits über die Differenzirung der Geschlechtszellen gesagt habe.

Differenzirung der Geschlechtszellen.

Ich gehe von der Anschauung aus, daß bei den ersten Embryonalzellen die Beschaffenheit des Protoplasmas noch die des ursprünglichen befruchteten Keimprotoplasmas ist und daß nur die äußeren Existenzbedingungen eine Metamorphose in der Richtung der Gewebsdifferenzirung hervor-

rufen; daraus folgt weiter: Sobald sich zwischen eine Embryonalzelle und die Außenwelt andere Zellen einschieben, die diese vor den differenzirenden Einflüssen der Außenwelt beschützen, *behält ihr Protoplasma den Charakter eines Keimprotoplasmas.* Der in der Befruchtung gegebene Anstoß hat an dem Keimprotoplasma außer der Beimischung bestimmter Substanzen nichts weiter bewirkt, als seine Trägheit in Bezug auf Wachsthum und Theilung beseitigt und bei der nun folgenden Entwicklung spalten sich naturnothwendig die Embryonalzellen in zwei Gruppen von Zellen: 1. die den differenzirenden Einflüssen der Außenwelt ausgesetzten, der äußeren und inneren Oberfläche näher liegenden, die deshalb der die Entwicklung des Individuums ausmachenden Gewebs- und Organdifferenzirung anheimfallen und die ich oben die ontogenetischen genannt habe; 2. die den differenzirenden Einflüssen definitiv durch immer weiter gehende Einkapslung sich entziehenden central gelegenen Zellen, die deshalb den Charakter eines Keimprotoplasmas retten und so zu Geschlechtszellen werden. Diese Einkapslung ist nicht teleologisch aufzufassen, sondern rein mechanisch, und zwar so:

Stärke der Einkapslung und Differenzivität des Protoplasma gehen parallel.

Ist ein Keimprotoplasma nur in geringem Grade differenzirungsfähig, so wird sehr bald die Gränze in der Tiefe des Körpers erreicht sein, wo der differenzirende Einfluß der Außenwelt ein Ende hat, und *alle Zellen, die tiefer liegen, behalten den Charakter von Embryonalzellen.* Ist dagegen das Protoplasma sehr empfindlich gegen die Ursachen der Gewebsdifferenzirung, so schreitet diese weiter in die Tiefe, bis endlich eben auch ein Punkt erreicht wird, wohin sie nicht mehr wirken kann. Was nun dort von Zellen noch übrig ist, das behält seinen Keimcharakter und ist dann natürlich viel weitergehend eingekapselt, als bei Thieren mit unempfindlicherem Protoplasma.

Energie des numerischen Wachsthums.

Die Entstehung von Keimen in einem sich entwickelnden Organismus beruht also einfach darauf, daß die *Vermehrungsfähigkeit des Embryonalzellenprotoplas-*

was energisch genug ist, um in den Centren des Thierkörpers solange fort und fort neue Embryonalzellen zu bilden, bis die letzten, centralsten, nicht mehr von den differenzirenden Einflüssen der Außenwelt erreicht werden können. Ein Thier, bei dem diese Energie des numerischen Wachsthums nicht stark genug ist, bleibt, um mit dem Botaniker zu reden, „taub", solche Thiere gehen zu Grunde, ohne sich fortzupflanzen, und eine derartige Protoplasmaeigenschaft kann sich deshalb auch nicht auf dem Wege der Vererbung fixiren.

Veränderung der Geschlechtszellen während ihrer Einkapslung.

In den zu Keimen reservirten Embryonalzellen geht jedoch während ihrer Einkapslung fast allgemein die Veränderung vor, daß der durch die Befruchtung gegebene Anstoß zu gesteigertem Wachsthums- und Theilungsproceß ebenso erlahmt, wie in den der Differenzirung überantworteten des Körpers, sonst behalten sie aber in Allem den ursprünglichen Charakter. Deshalb ist klar: wenn sie jetzt, nach ihrer Ausstoßung aus ihrem gesicherten Versteck, den Befruchtungsanstoß erhalten und der differenzirenden Einwirkung der Außenwelt anheimfallen, so muß sich genau dasselbe Spiel wiederholen wie früher und das Product muß, sowohl was den neuen Thierkörper als die neuen, in ihm reservirten Keimzellen betrifft, fast genau dasselbe sein, wie das erste Mal. Es ist also eine einfache Consequenz meiner Anschauung von der Continuität des Keimprotoplasmas 1., daß das Thier überhaupt sich fortpflanzt, und 2., daß aus dem Keim das gleiche Thier entsteht wie sein Erzeuger. Ich will meine Lehre noch schroffer aufstellen und sagen: Das Elternwesen erzeugt gar nicht die Keime, sondern bewahrt sie nur auf, sie entstehen bei der Embryonalentwicklung durch eine itio in partes der Embryonalzellen.

Itio in partes der Embryonalzellen.

Ausstoßung der Keimzellen.

Zur Fortpflanzung gehört jetzt nur noch der Proceß der Ausstoßung der Keimzellen. Dieser Proceß ist durchaus verschieden von dem Schicksale der übrigen Zellen des Körpers. Wohl gibt es bei Epidermis- und Epithel-

zellen, also bei Gränzzellen, eine Abstoßung, allein bei den Geschlechtszellen handelt es sich um eine Befreiung aus der tiefsten Einkapslung in den Mittelpunkten des Körpers. Dieser Vorgang ist sofort begreiflich, wenn wir die Existenz der Geschlechtszellen im Leib des Erzeugers so, wie ich das schon pag. 266 gethan habe, als eine gewissermaßen parasitische auffassen, nur ist der Vorgang bei Eizellen und Samenzellen verschieden. Bei den ersteren ist es die stetige Größenzunahme des Eies selbst oder, wie bei den Graaf'schen Follikeln der Säugethiere, die stetige Vergrößerung des Eifollikels durch Bildung flüssiger Abscheidungsproducte, welche dem Keim den Weg nach außen bahnt, oder die contractilen Gebilde des Mutterkörpers zur gewaltsamen Ausstoßung reizt. Bei den Samenfäden handelt es sich zwar auch um eine allmälige Vergrößerung oder besser gesagt Vermehrung, also eben Volumszunahme, dann aber um das Mobilwerden durch Entwicklung der Wimpergeiseln; ihr Protoplasma nimmt die Seite 288 genannte flagellogen-differenzive Beschaffenheit an.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich also, daß das rhythmische Spiel zwischen Entwicklung und Fortpflanzung eine einfache Consequenz des Wachsthums und der Theilung ist, vorausgesetzt, daß man es mit adhäsivem und differenzivem Protoplasma zu thun hat, das Spiel fällt nur weg, wenn das Protoplasma secessiv ist.

Stuttgart, November 1875.

Vierzehnter Brief.

Das biogenetische Grundgesetz.

Nachdem wir im vorigen Briefe uns einerseits eine Vorstellung geschaffen haben, in welchem Zusammenhange die Kette von Formzuständen bei der Keimesgeschichte mit der chemisch-physikalischen Beschaffenheit des Keimprotoplasmas steht, und andererseits wie die Stammesgeschichte in einer immer weiter fortschreitenden Metamorphose des Keimprotoplasmas besteht, können wir uns dem Parallelismus von Keimgeschichte und Stammesgeschichte, dem in neuerer Zeit so vielfach angefochtenen biogenetischen Grundgesetz zuwenden. Auch ich halte, wie schon früher gesagt, diese von Fritz Müller und Häckel gegebene Deutung der schon lange zuvor bekannten Aehnlichkeit der Embryonen höherer Thiere mit bleibenden Zuständen niederer Thiere für einen bedeutenden Fortschritt auf dem Gebiete der genetischen Zoologie und sehe darin den Ariadnefaden, mittelst dessen wir uns durch das Labyrinth der Verwandtschaftsbeziehungen hindurchbewegen können, freilich ohne daß damit die Gefahr, auf Irrwege zu gerathen, gänzlich beseitigt wäre, denn die Keimformen sind den betreffenden Stammformen nicht gleich, sondern nur ähnlich, d. h. gewisse Charaktere sind gleich, gewisse andere verschieden, und die letzteren machen natürlich den Schluß von der Keimform auf die bestimmte Stammform oft unsicher. Häckel hat in seiner Anthropogenie die Sache so formulirt:

„Die erste Hälfte dieses fundamentalen Entwicklungs-„gesetzes öffnet uns die Bahn der Phylogenie, indem sie „uns lehrt, aus dem Gange der Keimesgeschichte denjenigen „der Stammesgeschichte annähernd zu erkennen: Die Keim-„form wiederholt durch Vererbung die Stamm-„form (Palingenesis oder Auszugsgeschichte). Die „andere Hälfte schränkt aber diesen leitenden Grundsatz ein „und macht uns auf die Vorsicht aufmerksam, mit welcher „wir denselben anwenden müssen; sie zeigt uns, daß die „ursprüngliche Wiederholung der Phylogenese durch die „Ontogenese im Laufe vieler Millionen Jahre vielfach ab-„geändert, gefälscht und abgekürzt worden ist: Die Keim-„form hat sich durch Anpassung von der ent-„sprechenden Stammform entfernt (Cenogenesis, „Fälschungsgeschichte oder Fälschungsentwick-„lung)."

Häckels Formel des Grundgesetzes.

Der Leser sieht, daß es sich hier einfach um das Wechselspiel von Vererbung und Anpassung handelt: Häckel's Palingenesis ist das Product der Vererbung, seine Cenogenesis das Product der Anpassung, weshalb ich die erstere lieber die Vererbungsgeschichte, die letztere die Anpassungsgeschichte nennen möchte. Während die letztere ein ziemlich durchsichtiger Proceß ist, hat die Vererbungsgeschichte, d. h. die Thatsache, daß gewisse morphologische Charaktere der Stammform von der Keimform mit großer Strenge wiederholt werden, noch keine Erklärung gefunden, weil hier nur die Kenntniß des Wesens der Vererbung überhaupt den Schlüssel liefert. Wir wollen nun sehen, ob sich aus dem, was ich im Früheren über das Wesen der Vererbung gesagt, etwas Licht über diese merkwürdige Thatsache verbreiten läßt. Der Ausgangspunkt ist natürlich auch hier, daß es sich, wie bei allen Vererbungsfragen, um die Natur des Keimprotoplasmas handelt, und daß Häckel über die Constatirung der Thatsache des Parallelismus in der Richtung einer Erklärung derselben nicht hinauskam, liegt einfach darin, daß er sich mit seiner An-

Vererbungsgeschichtlicher Theil des Grundgesetzes.

schauung vom Protoplasma als einer homogenen Eiweißmasse den Weg hiezu verschlossen hat. Die Vererbung beruht eben darin, daß das Protoplasma keine homogene, überall und bei allen Thieren gleichartige Masse, sondern der weitgehendsten chemischen und physikalischen Metamorphose fähig und für jede Thierart wieder eigenartig zusammengesetzt ist.

Weil nun Häckel nirgends diese Differenzen des Keimprotoplasmas bespricht und nirgends einen Versuch macht, die morphologischen Eigenthümlichkeiten der Thiere aus der specifischen Natur ihres Keimprotoplasmas zu erklären, so hat Götte nicht ganz Unrecht, wenn er sagt: „Häckel habe weder eine klare Vorstellung vom Begriff der Vererbung, noch vermöge er diese Erscheinung irgendwie zu erklären."

Der Knotenpunkt ist die Natur des Keimprotoplasma.

Häckel sagt ganz richtig: „Die Phylogenese ist die causa efficiens für die Ontogenese", allein dies ist sie doch immer nur dadurch, daß durch die Phylogenese dem Keimprotoplasma gewisse Qualitäten verliehen worden sind, welche die Ontogenese bestimmen, oder specieller gesagt: Die Aehnlichkeit gewisser Keimformen, z. B. der von Amnioten mit Fischen rührt davon her, daß dem continuirlichen Keimprotoplasma zu der Zeit, als seine Hülle ein Fisch war und blieb, chemisch-physikalische Qualitäten gegeben worden sind, die es heute noch besitzt und die veranlassen, daß eine ichthyoide Keimesform in der Ontogenese der Amnioten erscheint. Wenn Häckel unmittelbar von der Fischesstammform herüberspringt auf die ichthyoide Keimesform, so ist das ein Luftsprung und mit einem solchen setzt man sich jederzeit der Kritik aus. Man kann freilich zur Entschuldigung anführen, daß es vorläufig nicht möglich sein dürfte, zu eruiren, welche Qualität des Keimprotoplasmas z. B. die pithecoide Stellung der großen Zehe und den Klettertrieb vom Affen auf die Ontogenese des Menschen übertrage. Allein diese Schwierigkeit darf Niemanden abhalten, die Qualitäten des Keimprotoplasmas zu

studiren und zu sehen, wie viel oder wie wenig sich beim heutigen Stande des Wissens ermitteln läßt, und daß das nicht gerade wenig ist, habe ich bereits in den zwei vorigen Briefen gezeigt und werde noch Weiteres in diesem Briefe demonstriren.

So viel steht fest: Wer die Theorie von der Vererbung vom Fleck bringen will, muß sich herbeilassen, das Keimprotoplasma zu studiren. Wenn His und Götte sagen, zur Erklärung der Ontogenie bedürfe man des Umweges über die Phylogenie nicht, so läßt sich dagegen zunächst gar nichts einwenden, denn das ist völlig richtig: die causae efficientes der Ontogenie sind sammt und sonders in dem Keimprotoplasma und seinen Entwicklungsumständen deponirt, so daß, wenn wir diese völlig und richtig erfassen, die Kette der Keimesformen mit mechanischer Nothwendigkeit daraus zu entwickeln sein muß. Die Phylogenie kommt erst in Betracht, wenn es sich um die Frage handelt: Wie und wodurch ist das Keimprotoplasma in den Besitz dieser Qualitäten gekommen?

Ehe ich nun zur Entwicklung meiner eigenen Anschauungen schreite, will ich die Aufmerksamkeit des Lesers einen Augenblick auf die Auseinandersetzungen von His in seiner Schrift „Unsere Körperform" lenken. Er sagt pag. 210:

His'sche Erklärung des Grundgesetzes.

„In der ganzen Reihe von Formen, welche ein sich entwickelnder Organismus durchläuft, ist jede vorangegangene Form die nothwendige Vorstufe der nächstfolgenden. Soll der sich entwickelnde Organismus zu complicirten Endformen gelangen, so muß er schrittweise die einfachen durchlaufen haben. Das vollkommen gegliederte Gehirn und Rückenmark setzen das unvollkommen gegliederte Medullarrohr als Vorbedingung voraus, das Medullarrohr die Medullarplatte, diese das Vorhandensein eines sich faltenden Keimblattes, das Keimblatt einen sich durchfurchenden Keim. Eine jede aus der Reihe der übrigen herausgerissene Entwicklungsstufe ist ebensowohl die physiologische Folge der vorangegangenen, als sie die nothwendigen Bedingungen zur

nächstfolgenden umfaßt. Sprünge oder Abkürzungen des Entwicklungsganges kennt die physiologische Entwicklungsgeschichte nicht."

„Hältst Du Dir diesen Gedanken gegenwärtig, daß embryonale Formen die unvermeidliche Vorbedingung der reifen Formen sind, weil diese, als die complicirteren, durch jene, als die einfacheren, müssen hindurchgegangen sein, so erscheint Dir die Thatsache, daß paläontologisch alte Formen vielfach den heutigen embryonalen ähnlich sind, in einer etwas anderen als der gewöhnlich beanspruchten Verknüpfung. Jene sind embryonale, weil sie auf unteren Stufen der Entwicklung stehen geblieben sind, diese mußten die unteren Stufen überschreiten, um zu den oberen zu kommen. Keineswegs aber liegt für die Späteren die Nöthigung des Durchgangs durch embryonale Formen darin, daß ihre Vorfahren einmal darauf sich befunden haben. Nimm, falls Dir der Gedankengang in der abstracten Darstellung noch nicht klar genug erscheinen sollte, statt irgend welcher Formeigenthümlichkeiten die Lebensdauer als concretes Beispiel. Setze voraus, es hätte für irgend eine bestimmte Reihe von Geschöpfen im Laufe der Generationen eine stetige Zunahme der Lebensdauer stattgefunden. Es seien Vorfahren dagewesen von einjähriger, dann zweijähriger u. s. w. Lebensdauer und die heutigen Nachkommen hätten eine solche von achtzig Jahren zu beanspruchen. Sicherlich wird es Dir in dem Falle nicht einfallen, zu sagen, der achtzigjährige Nachkomme habe successive ein, zwei, drei u. s. w. Jahre alt werden müssen, weil er Vorfahren von nur ein-, zwei-, dreijähriger Lebensdauer besessen habe, sondern Du wirst Dir einfach sagen, daß man nicht achtzig Jahre alt werden kann, ohne einmal ein- und zweijährig gewesen zu sein."

„Du kannst das eben gebrauchte Beispiel sofort noch erweitern. Denke Dir, es hätte in der ganzen Generationsreihe bei übrigens gleichen Anfängen die Periode des Körperwachsthums stets ein Viertheil der Gesammtlebensdauer betragen. Unter dieser Voraussetzung hat der älteste Vorfahre

sein Wachsthum schon in einem Vierteljahre vollendet, ein folgender hatte ein halbes Jahr Zeit dazu u. s. w., der heutige Descendent kann sich während zwanzig Jahren fortbilden. Dem entsprechend wird der Letztere absolut größere Dimensionen erreichen, er wird weit complicirtere, reicher gegliederte Formen besitzen, als seine ersten Vorfahren. Jene erscheinen daher in ihrer Form als dessen embryonale Vorstufen."

„Sobald also das Descendenzprincip richtig ist, daß ältere, einfachere Formen die Vorfahren der späteren, complicirteren gewesen sind, ist auch die Aehnlichkeit jener mit den embryonalen von diesen erklärt, ohne daß es der Hinzunahme irgend welcher Vererbungsgesetze bedarf. Jene Aehnlichkeit zwischen alten einfachen und heutigen embryonalen Formen würde selbst dann verständlich bleiben, wenn keine Verwandtschaft vorhanden wäre. Die stufenweise Weiterentwicklung thierischer Formen im Laufe der sich folgenden Generationen kann theilweise als Folge zunehmender Wachsthumsdauer aufgefaßt werden."

Kritik der His'schen Erklärung.

Aus dieser Darstellung ist ersichtlich, daß His über die Erkenntniß, welche die Anhänger der Descendenzlehre schon längst haben, und die ich in meiner Schrift „In Sachen Darwin's" pag. 176 auseinandersetzte und mit den Ergebnissen meiner Arbeit über die Wachsthumsbedingungen*) belegte, nicht hinausgekommen. Ich zeigte dort, daß die phylogenetische Fortentwicklung zunächst eine Function der Zeit ist, entweder so, daß die Entwicklung bei gleichem Tempo länger dauert, oder bei gleicher Dauer ein rascheres Tempo annimmt. Allein damit kommen wir allenfalls nur zur Erklärung, wie aus einer kleinen Species einer Gattung sich mit der Zeit eine größere Species entwickelt; zur Erklärung neuer Entwicklungsrichtungen reicht Obiges nicht aus, hiezu bedürfen wir eben „irgend welcher Vererbungsgesetze."

*) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, B. 20, 1870.

Dann noch Eins gegen His: Es ist falsch, wenn er sagt, es werde Niemand einfallen, zu sagen, ein Achtzigjähriger müsse deshalb successive ein, zwei, drei u. s. w. Jahre alt werden, weil er Vorfahren von nur ein-, zwei-, dreijähriger Lebensdauer besessen habe. Z. B. ich behaupte dies sofort, und zwar deshalb, weil die Fortentwicklung eines Organismus von einjähriger Lebensdauer zu einem solchen von achtzigjähriger Lebensdauer ganz unmöglich ist, ohne daß das Keimprotoplasma eine Ahnenreihe durchliefe, welche eine gradweise Zunahme der Lebensdauer aufweist. Wir kennen namentlich bei den Pflanzen eine phylogenetische Fortentwicklung der Lebensdauer mit großen Sprüngen von einjährigen zu perennirenden Formen, allein an Derartiges ist bei dem centralisirten Thierkörper nicht zu denken. Das Descendenzprinzip ist also — und das will His, der übrigens kein Gegner derselben ist, bestreiten — auch hier durchaus nicht zu umgehen, denn ich sage: Langlebige Thierformen setzen mit Nothwendigkeit kurzlebige Ahnen voraus.

Fragen wir nun, warum auch His in der Erklärung der vorliegenden Thatsachen bezüglich des Parallelismus nicht weitergekommen ist, so finden wir hier denselben Grund, wie bei Häckel, daß er nämlich keinen Versuch gemacht hat, der Vererbungsfrage am einzig richtigen Ort auf den Leib zu gehen, nämlich die chemisch-physikalische Beschaffenheit des Keimprotoplasmas zu studiren, ja, daß er in dieser Beziehung geradezu falsche Voraussetzungen hegt. Er sagt pag. 152:

His über Befruchtung.

„Das befruchtete Ei trägt in sich die Erregung zum Wachsthum, so zwar, daß letzteres bei vorhandenen Entwicklungsbedingungen fortschreiten wird, bis sein Maß und seine Zeit erfüllt sind. In der Wachsthumserregung aber liegt, wie Du schon früher gesehen hast, der gesammte Inhalt erblicher Uebertragung von väterlicher sowohl, als von mütterlicher Seite. Nicht die Form ist es, die sich überträgt, noch der specifisch formbildende Stoff (!!), sondern die Erregung zum formerzeugenden Wachsthum, nicht die Eigen-

schaften, sondern der Beginn eines gleichartigen Entwicklungsprocesses."

Pag. 153 sagt er; „Ist für die einzelnen Samenfäden das Gesetz gegeben, nach welchem ihre erregende Wirkung zeitlich und räumlich sich ausbreitet, ist ferner Ort und Zeit ihres Eintrittes in das Ei gegeben und für das Ei das Gesetz, nach welchem seine Erregbarkeit räumlich sich vertheilt, so bestimmt die Combination dieser gegebenen Bedingungen das Wachsthumsgesetz und damit dessen gesammte nachfolgende Entwicklung."

Kritik der His'schen Vorstellung.

Nimmt man nun dazu, daß His die Faltung der Keimscheibe und ihrer Blätter, allerdings zunächst bildlich, mit Wellenbewegungen vergleicht und davon spricht, daß die Wellenbewegungen, die durch geworfene Steine in einer Flüssigkeit erzeugt werden, von der Zahl, Stärke und Richtung der geworfenen Steine abhängen, daß er, wenn er es auch nicht förmlich sagt, bei den geworfenen Steinen an die Samenfäden denkt und die Zeugung ihm nichts ist als eine Uebertragung der Bewegung, was schon Aristoteles sagte, so sehen wir klar, wo bei ihm der Fehler liegt: er vernachlässigt das stoffliche Element vollkommen, er hat keine Ahnung von der chemisch-physikalischen Natur des Protoplasmas und von dem, was Leben ist. — Wenn die Sache mit der Zeugung sich so verhielte, wie er meint, so müßte eine einzige ungeschickte Bewegung eines Samenfadens eine Mißgeburt erzeugen und das Hinzutreten eines neuen Samenfadens den ganzen Organisationsplan aus den Fugen bringen. Endlich, wo bleibt die Parthenogenesis? Man sollte doch wohl meinen, daß wir heutzutage uns über das Wesen der Zeugung und Vererbung etwas präciser ausdrücken könnten, als es Aristoteles möglich war, und ich habe schon auf pag. 137*) bewiesen, daß wir thatsächlich weiter sind. Doch da wir auf die Arbeiten von

---

*) Siehe auch: Jaeger, Ueber Urzeugung und Befruchtung in Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, B. 19.

His im folgenden Briefe noch einmal zurückkommen müssen, so wende ich mich jetzt zu meiner Erklärung der in dem biogenetischen Grundgesetz enthaltenen Thatsachen. Recapituliren wir zu dem Behuf aus den vorhergehenden Briefen Folgendes:

Successive Erwerbung der Protoplasma-Dispositionen.

Das Keimprotoplasma höher organisirter Thiere hat seine Qualitäten successive dadurch erworben, daß es durch eine Reihe von Stammformen hindurchlief, deren jede ihm eine bestimmte morphologisch wirksame Disposition aufdrückte, und zwar diejenige, von welcher die jeweilige Stammform bis zum Abschlusse ihrer ontogenetischen Entwicklung, also zur Zeit der Geschlechtsreife, in welcher das Keimprotoplasma fertig ist, beherrscht wurde. Skizziren wir noch einmal die phylogenetischen Stadien des Vertebratenstammes unter jedesmaliger Angabe der beherrschenden Protoplasma-Dispositionen.

Das erste Stadium, das des Wurzelfüßers, wird beherrscht von der indifferenziven und secessiven Disposition; das des Unicellulaten von der differenziven, secessiven; das des Coelenteraten von der differenziven adhäsiven, alymphagenen; das der Protenteraten von der differenziven, adhäsiven, mucigenen und fluidolymphagenen; das der Protovertebraten (Knorpelfische) von der differenziven, adhäsiven, mucigenen, fluidolymphagenen, haemoglobigenen, collagenen und chondrigenen; das der Deuterovertebraten (Knochenfische) von der differenziven, adhäsiven, mucigenen, fluidolymphagenen, haemoglobigenen, collagenen, chondrigenen und osteogenen; das der Tritovertebraten (Saurier) von der differenziven, adhäsiven, mucigenen, fluidolymphagenen, haemoglobigenen, collagenen, chondrigenen, osteogenen und keratogenen; endlich das der Tetravertebraten (Warmblüter) von allen vorhergehenden Dispositionen plus der calorigenen.

Gegenseitiges Verhalten der Protoplasma-Dispositionen.

Daraus sieht man, daß die Protoplasmadisposition, welche bei jedem neuen Stadium der Stammesgeschichte auftritt, nicht die des vorhergehenden Stadiums verdrängt und

ersetzt, sondern nur als eine weitere Complication zu den vorhergehenden sich hinzuaddirt. Uebrigens muß dies etwas eingehender besprochen werden, da es höchst oberflächlich wäre, zu sagen, sie werde einfach hinzuaddirt; wir werden vielmehr sehen, daß es sich hiebei um gewisse Verdrängungen handelt, und zwar 1. um räumliche, 2. um zeitliche. Wir wollen zuerst einige Beispiele von dem räumlichen Verhalten der Dispositionen zu einander geben. Das erste bietet uns der Uebergang vom Zustande des Tritovertebraten in den des Tetravertebraten durch Hinzutreten der calorigenen Disposition, also die Entstehung der Vögel und Säugethiere aus den Tritovertebraten.

Räumliches Verhalten der squamigenen und pennagenen Dispositionen.

Für Jeden, der die Descendenzlehre nicht principiell verwirft, steht aus vergleichend anatomischen, entwicklungsgeschichtlichen und paläontologischen Gründen fest, daß die Vögel aus Sauriern sich entwickelt haben, die unzweifelhaft ein Schuppenkleid besaßen, also, um mich so auszudrücken, ein squamigenes Protoplasma besaßen, dem gegenüber wir die Disposition der Vögel die pennagene nennen könnten.

Die beiden Dispositionen, die squamigene und die pennagene, stehen natürlich im Verhältnisse örtlicher Ausschließung, wie sich aus Folgendem ergibt. Die Bildung der Schuppen setzt offenbar eine stärkere Einwirkung der Atmosphäre, und zwar größere Verdunstung und heftigere Einwirkung des Sauerstoffes voraus, da diese beiden Einflüsse keratogenes Protoplasma in Keratin umwandeln. Sobald nun auf einer Hautfläche Federn wachsen, so schließen dieselben eine Luftschichte von höherem Wasser- und geringerem Sauerstoffgehalt ein, mindern somit den keratinbildenden Einfluß der Atmosphäre auf die Hautfläche und hemmen die Schuppenentwicklung, während umgekehrt auf die Federn selbst der keratogene Einfluß in voller Stärke wirkt, wegen ihrer ausgedehnten Berührung mit der Atmosphäre. Zu dem kommt noch, daß die mit der Papillenentwicklung nothwendig verbundene stärkere Entwicklung der Blutcapillaren in der Haut eine größere Durchblutung der letzteren zur Folge hat, was

wieder der Vertrocknung der Hautoberfläche entgegenwirkt. So ist klar, daß überall da, wo sich Federn entwickeln, die Wirkung der squamigenen Disposition ausbleibt. Allein trotzdem hat sich die letztere, wenigstens örtlich, forterhalten, denn die unbefiederten Füße der Vögel sind genau noch mit solchen Schuppen bedeckt, wie die Saurier am ganzen Leibe, und wir können sagen: Die federnerzeugende calorigene Disposition versagt ihre Wirkung in den dünnen, zur Festhaltung der Wärme nicht geeigneten Beinen der Vögel, worin eine neue Bestätigung meiner Auffassung von dem Zusammenhange der Federnbildnng mit der Warmblütigkeit liegt.

Ein Moment der Ornithogenese.

Das vorstehend Gesagte verlockt mich, noch eine Vermuthung bezüglich der Ornithogenesis zu äußern: Wenn energischere Einwirkung der hornstoffbildenden Atmosphäre Schuppenbildung hervorruft und Minderung dieses Einflusses die Federentwicklung begünstigt, so muß der Unterschied in der Dichtigkeit zwischen den ledrigen Eihüllen der Saurier und den festen, außer der Lederhaut noch in eine derbe Kalkschale eingeschlossenen Vogeleiern, sowie der Schutz, den die Bebrütung den Vogeleiern gibt, entschieden als ein Factor bei der Ornithogenesis betrachtet werden.

Mammaliogenesis.

Auch über die immer noch so dunkle Mammaliogenesis möchte ich hier ein Wort verlieren. Der Umstand, daß die Säugethiere (mit alleiniger Ausnahme der Hufthiere) an den Zehenspitzen Nägel- und Krallenbildung zeigen, wie Vögel und befußte Reptilien, betrachte ich gleichfalls als einen Rest der squamigenen, oder vielleicht besser gesagt, saurogenen Disposition und bekanntlich zeigen mehrere Gruppen der Edentaten die squamigene Disposition noch auf der ganzen Körperoberfläche (Gürtelthiere und Schuppenthiere). Einmal scheint mir das für die Abstammung auch der Säugethiere von Sauriern zu sprechen. Für's zweite müssen wir hier an das erinnern, was ich über die Duplicität des Schöpfungscentrums der Warmblüter pag. 315 gesagt habe.

Für diese Anschauung spricht die Thatsache, daß nicht blos die Edentaten, die ich für die Nachkommen der antarktischen Protomammalier halte, sondern auch die straußartigen Vögel, die ich für die Nachkommen der antarktischen Protornithen erklärt habe, noch viel ausgesprochenere Sauriercharaktere an sich tragen, als die der arktischen Protomammalier und Protornithen: die Edentaten in Beschuppung und Zahnbau, die Struthioniden am Schädel und an der vielgliedrigen Schwanzwirbelsäule.

Für's dritte finde ich hier noch eine Bestätigung für meine Theorie von dem Zusammenhange der Warmblütigkeit und der Haar- und Federbildung. Als Director des Wiener Thiergarters besaß ich lange ein lebendes Gürtelthier und es ist mir stets die saurierartige Kälte des Thieres beim Antasten aufgefallen; leider habe ich damals an derartige Untersuchungen noch nicht gedacht und versäumt, die Körperwärme zu messen, allein der subjective Eindruck ist stark genug, um mich zu bestimmen, auf diesen sauroiden Charakter der Gürtelthiere, der sicher auch Manis nicht fehlen wird, aufmerksam zu machen.

Einfluß der Viviparie auf die Bildung der Hautorgane.

Für's vierte ist es interessant, die Frage aufzuwerfen, warum die squamigene Disposition bei den Haarthieren viel vollständiger verloren ging, als bei den Federthieren. Ich finde den Grund in der Viviparie. Der Einschluß des Säugethierembryos in den Leib der Mutter hebt den squamigenen Einfluß der Atmosphäre, von dem oben die Rede war, viel vollständiger auf, als die Einkapslung des Vogelembryo in das Ei. Ein weiterer Umstand hiebei ist folgender: Die zweibeinige Gangart, welche schon die Saurierahnen der Vögel (Gompsognathus 2c.) annahmen, hat zu einer excessiven Verlängerung der hinteren Extremität geführt unter gleichzeitiger Abnahme der Dicke ihrer Endabschnitte. Die Länge und Dünne des Vogelfußes, die der Erhaltung einer höheren und constanten Körpertemperatur in demselben so ungünstig ist, verhindert hier die Federnentwicklung und begünstigt die Schuppenbildung. Wir können also die Füße der Vögel in

doppelter Beziehung sauroid nennen, erstens, weil sie beschuppt, und zweitens, weil sie „subkaltblütig“ sind. Die Richtigkeit dieser Auffassung wird noch dadurch erläutert, daß die Vögel, deren Beine bis herab befiedert sind, z. B. die Eulen, auffallend fleischigere, also der Aufrechterhaltung der Warmblütigkeit entschieden günstigere Beine haben.

Die Säugethiere haben nun, als vierfüßiggehende Thiere, im Vergleich zum Vogel kurze und dicke, also der Aufrechterhaltung der Warmblütigkeit ebenfalls günstigere Beine und deshalb ist hier die Hornplattenbildung überall durch die Haarbildung verdrängt worden, mit einer einzigen Ausnahme:

Da, wo die Aufrechterhaltung der Warmblütigkeit am schwierigsten ist, nämlich an den Spitzen der Extremitäten, hat sich die squamigene Disposition auch bei den Säugethieren erhalten und erzeugt dort noch jetzt Krallen und Nägel.

Einfluß der Tragzeit auf die Bildung der Hufe.

Man wird mir dagegen einwenden wollen, daß die Hufe der Hufthiere bekanntermaßen morphologisch als verklebte Haare zu betrachten seien, nach meiner Theorie müßten auch hier Nägel oder Krallen entstehen, dem gegenüber sage ich: gerade das sehe ich wieder als Beweis für die Richtigkeit meiner Theorie an. Die Hufthiere unterscheiden sich von den Krallenthieren in höchst auffallender Weise durch ihre außerordentlich lange Trächtigkeitsdauer, z. B. beim Hund beträgt die Trächtigkeitsdauer 63 Tage, bei dem fast gleichgroßen Schafe 150 Tage. Während dieser langen Fötalzeit hat die calorigene Disposition Zeit, ihre haarbildende Wirkung über die ganze Körperfläche auszubreiten und die squamigene Disposition völlig zum Verschwinden zu bringen. Damit haben wir das Beispiel, wie im Verlaufe der Phylogenese eine Disposition durch eine neuauftauchende andere zunächst örtlich, schließlich aber total verdrängt wird. Uebrigens muß hier doch noch eine Einschränkung gemacht werden, denn, wenn wir

sagen, die squamigene Disposition sei total verdrängt, so bezieht sich dies nur auf die Hornschuppe selbst, nicht aber auf die Grundlage der Hornschuppe, und darauf müssen wir etwas näher eingehen.

Die sauroide Felderung der Säugethierhaut.

Die Grundlage der Schuppenbildung bei den Sauriern ist eine Felderung der Haut, die auf einer Faltenbildung der Cutis beruht, wie Hautquerschnitte deutlich zeigen. Die Thatsache, daß bei den Reptilien die Zahl der Felder in einem bestimmten Verhältnisse zu der Zahl der als Myocommata bezeichneten Abschnitte der Muscularis steht, zeigt, daß die Faltenbildung durch die Thätigkeit muskulöser Elemente erzeugt wird. Hiebei kommen jedoch nicht blos die Myocommata in Betracht, sondern auch contractile Fasern, die in die Lederhaut eingelagert sind. Die Schuppenbildung der Reptilien besteht nun einfach darin, daß auf der Kuppe des Schuppenfeldes der keratinerzeugende Einfluß des umgebenden Mediums energischer wirkt, als in den Falten zwischen den Schuppenfeldern. Das läßt sich an jeder abgelegten Schlangen- oder Eidechsenhaut demonstriren. Nun, die Felderung der Haut, welche den Ausgangspunkt der Schuppenbildung ausmacht, ist auch bei den Säugethieren noch nicht verschwunden, sie ist noch sehr deutlich an allen nackten Stellen, z. B. den nackten Sohlen der Krallenthiere, dann aber auch an anderen nackten Stellen, selbst an der Haut des Menschen und bei Säugethierembryonen vor Ausbruch der Haare auf der ganzen Körperoberfläche. Weiter ist die exquisite sauroide Felderung der Haut an den langen dünnen Schwänzen der Ratten, Mäuse 2c. ein hübsches Seitenstück zu der Beschuppung der langen und dünnen Vogelfüße.

Einfluß der keratogenen Disposition auf den Schluß der Kiemenspalten.

Ein anderer Fall von räumlicher Ablösung einer Disposition durch eine andere bei dem Typus der Wirbelthiere soll hier noch besprochen werden. Die Schuppen der Fische bestehen bekanntlich nicht aus Keratin, wie die der Reptilien, sondern aus leimgebender Substanz (Collagen), und das Protoplasma der Fische unterscheidet sich dadurch von dem

der Tritovertebraten und Tetravertebraten (die man zusammenfassend Amnioten nennt), daß es nicht keratogen ist, ich führe deshalb die Amniotogenese auf die keratogene Metamorphose des Keimprotoplasmas zurück; bei den Fischen ist, wenigstens meines Wissens, noch kein Keratin nachgewiesen worden. Hiebei denke ich jedoch nicht blos an die Erklärung des Unterschiedes zwischen Fisch- und Reptilienschuppen, sondern auch an die eines viel wichtigeren Unterschiedes, nämlich des im Kiemenapparat. Dieser besteht bekanntlich darin, daß bei den Fischen die Kiemenspalten zeitlebens fortbestehen, während sie bei den Amnioten schon vor der Geburt verwachsen. Ich habe diesen Unterschied in meiner Schrift „In Sachen Darwin's" pag. 72 und ff. als eine Folge von Gebrauchsunterschieden, hervorgerufen durch Verschiebung des Geburtsmomentes, dargestellt. Das dort Gesagte möchte ich nun dahin ergänzen, daß auch eine Differenz in den morphologisch wirksamen Dispositionen des Keimprotoplasmas vorliegt. Wir können uns recht wohl denken, daß keratogenes Protoplasma eine entschieden größere Tendenz zur Verwachsung sich berührender Epidermoidalflächen habe, als das mucigene der Fische, und damit wäre es gelungen, einen der allerwichtigsten morphologischen Unterschiede zwischen Fischen und Amnioten auf eine Differenz in der Disposition des Keimprotoplasmas zurückzuführen.

Räumliches Verhalten der mucigenen und keratogenen Dispositionen.

Im Uebrigen liegt hier wieder der Fall einer blos örtlichen Verdrängung einer Protoplasmadisposition durch eine andere vor. Bei den Fischen wird die Differenzirung der Körperoberfläche von zwei Protoplasmadispositionen beherrscht. Innerhalb der Epidermis herrscht die mucigene Disposition, welche selbstverständlich die Entwicklung von epidermoidalen Hartgebilden ausschließt. Damit ist die Möglichkeit gegeben, daß sich solche Hartgebilde in der darunterliegenden Lederhaut, deren Entstehung auf die collagene Disposition des Wirbelthierprotoplasmas zurückzuführen ist, entwickeln. Mit dem Eintritt der Keratogenie des Keim-

protoplasmas muß die mucigene Disposition auf der äußern Körperoberfläche das Feld räumen, denn Schleimmetamorphose und Hornmetamorphose stehen im Verhältniß der Ausschließung, d. h. ein Protoplasmamolecül kann nicht in ein Schleimmolecül und ein Hornstoffmolecül sich spalten, sondern nur entweder in Schleim, oder in Hornstoff umgewandelt werden. Zudem scheinen sich auch die Bedingungen auszuschließen: die Verschleimung setzt das Eindringen größerer Wassermengen in das Protoplasma voraus, die Verhornung dagegen das Gegentheil: Abnahme des Wassergehaltes.

Es räumt also hier auf der Körperoberfläche die mucigene Disposition der keratogenen das Feld, dagegen im Innern des Körpers, auf den Schleimhäuten, behauptet sich die mucigene Disposition bei allen Amnioten, zum Beweis, daß sie von Fischen abstammen, wie die mucigene Disposition der Fische ein Beweis dafür ist, daß die Voreltern der Fische Mollusken waren.

Räumliches Verhalten der chondrigenen und osteogenen Disposition.

Ein anderer Fall von blos örtlicher Verdrängung einer Disposition durch eine andere ist das Verhältniß der chondrigenen und osteogenen Disposition. Letztere verdrängt die erstere nicht völlig, es bleiben als Rest der ersteren die Gelenksknorpel, die Rippenknorpel, Nasenknorpel, Ohrknorpel, Luftröhrenknorpel, u. s. w.

Das erwachsene Thier vereinigt die Charaktere der Ahnenreihe räumlich in sich.

Damit habe ich nun die eine Seite des vererbungsgeschichtlichen Theiles von dem biogenetischen Grundgesetz, wie mir scheint, völlig erklärt. Das letzte Glied der Phylogenese vereinigt in seinem Keimprotoplasma die Protoplasmadispositionen seiner ganzen Ahnenreihe, indem die jeweils neu hinzukommenden die vorherbestandenen nie völlig verdrängen, sondern entweder nur örtlich aufheben oder sie abschwächen, deshalb vereinigt das letzte Glied eines Phylums in sich alle Merkmale seiner Stammformenreihe, was wir uns noch in folgender Weise deutlich machen wollen:

Die höchste Thierform, das Säugethier, vereinigt in sich

1. den Charakter der Coelenteraten durch den Besitz einer centralen Nahrungshöhle, die von verklebten Zelllagen umgeben ist; 2. den Charakter des Enteraten durch die Spaltung der Zelllagen in Hautmuskelschlauch und Darmschlauch, und durch den Besitz von Lymphe; 3. speciell den Charakter der Protenteraten, d. h. der Mollusken, durch die Schleimbildung auf den Schleimhäuten; 4. den Charakter des Knorpelfisches in dem Besitz von Knorpeltheilen an seinem Skelet; 5. die Charaktere des beschuppten Knochenfisches in der Felderung seiner Lederhaut und dem Besitz von Knochen; 6. den Charakter des Sauriers in den Hornplatten, aus denen Krallen und Nägel bestehen.

Zeitliches Verhalten der Protoplasma-Dispositionen.

Damit ist jedoch nur das räumliche Verhalten der Protoplasmadispositionen zu einander geschildert, es bleibt jetzt noch zu erklären, warum die Reihe der Keimformen in der Ontogenese die Ahnenkette in der gleichen zeitlichen Aufeinanderfolge wiederholt.

Zur Erklärung dieses Umstandes müssen wir uns in's Gedächtniß zurückrufen, daß bei der Phylogenese, wie aus pag. 342 ersichtlich, die verschiedenen Protoplasmadispositionen, welche wir im Keimprotoplasma eines Warmblüters vereinigt sehen, in einer ganz bestimmten zeitlichen Reihenfolge erworben worden sind, die ich hier der Uebersichtlichkeit wegen noch einmal wiederholen will:

Der erste Schritt zur Erzeugung der höheren Thiere bestand darin, daß die indifferenzive Beschaffenheit des Wurzelfüßerprotoplasmas in die differenzive überging; hiezu trat auf der Stufe des Coelenteraten die adhäsive (an Stelle der secessiven), auf der des Protenteraten gesellte sich hiezu die fluidolymphagene und mucigene, auf der des Protovertebraten die haemoglobigene, collagene und chondrigene, auf der des Deuterovertebraten die osteogene, auf der des Tritovertebraten die keratogene, und endlich auf der des Tetravertebraten die calorigene. Der zeitliche Parallelismus der Stammformen beruht nun einfach darauf:

Die Wirksamkeit der später erworbenen Disposition bei der Ontogenese hängt ab von formalen Vorbedingungen.

Jede der genannten Dispositionen steht in einer ganz bestimmten Beziehung zu einem bestimmten Keimstadium, d. h. sie kann die von ihr bedingten morphologischen Wirkungen nicht in jedem beliebigen Stadium der Ontogenese hervorrufen, sondern erst dann, wenn während der früheren Stadien die nöthigen organisatorischen Vorbedingungen geschaffen worden sind. Das ergibt sich leicht, wenn wir die Kette der Protoplasmadispositionen eines Warmblüters der Reihe nach betrachten.

Die Basis der ganzen Kette ist die differenzive Disposition, diese kann begreiflicherweise erst dann zur Geltung kommen, wenn das Keimprotoplasma Einflüssen ausgesetzt wird, welche differenzirend wirken, und dies ist so lange nicht der Fall, als das Ei im Eierstock eingekapselt und dort vor allen differenzirenden Einflüssen der Außenwelt beschützt ist. Vorbedingung ist also die Ausstoßung des Eies entweder nach außen, oder in die zu seiner Entwicklung bestimmten Organe des Mutterthieres.

Die adhäsive Disposition kann, trotzdem sie von Anfang an gegeben ist, keinerlei morphologische Erscheinungen hervorrufen, bevor nicht ein Haufen von Embryonalzellen vorhanden ist, die verklebt werden können, und der ist erst da, wenn die endodifferenzive (nucleogene) Disposition zusammen mit dem Einfluß, der das numerische Wachsthum hervorgerufen hat, die Herstellung desselben bewirkt hat.

Die fluidolymphagene Disposition, die ebenfalls von Anfang an besteht, kann wieder erst zur formellen Geltung, nämlich zur Erzeugung des Perigastriums kommen, wenn ein mittleres Keimblatt entstanden ist. Diese Phase der Entwicklung, d. h. das Vorhandensein eines mittleren Keimblattes, ist auch die Voraussetzung für das Auftreten der von der chondrigenen Disposition erzeugten formalen Erscheinungen, denn Chondrin kann nie in den Gränzkeimblättern entstehen (hier entsteht Keratin oder Mucin), sondern nur im mittleren.

Die keratogene Disposition kann natürlich erst dann

zur formalen Geltung in der Erzeugung von Hornschuppen, Haaren, Federn, Nägeln 2c. kommen, wenn durch die collagene Disposition eine Lederhaut geschaffen worden ist, welche den Mutterboden für diese Gebilde abgibt.

Die osteogene Disposition kann erst zur Wirkung kommen, wenn durch die ihr vorausgehende chondrigene Disposition ein Knorpelskelet erzeugt worden ist, denn, wenn wir von den Schädelknochen absehen, so sind alle Knochen der Teleostier knorplig präformirt.

Abhängigkeit der Wirkung der calorigenen Disposition von der der vorhergegangenen Dispositionen.

Besonders klar liegt die Sache bei der calorigenen Disposition, welcher die Warmblüter nach pag. 313 die Entstehung der Haare, Federn, Nägel 2c. zu verdanken haben. Diese setzen bekanntlich Papillenbildung in der Lederhaut voraus, da erst unter dem Reiz, der von ihr ausgeht, die Epidermis ihre Haar- und Federnanlagen knospen läßt. Die Papille hat weiter drei Dinge zur Voraussetzung. Erstens, daß überhaupt eine Lederhaut vorhanden ist, d. h. daß sich zwischen Epidermis und Muskelschichte eine neue Gewebsschichte gebildet hat, deren Hauptbestandtheil Collagen ist, denn die Haar- und Federbildungspapillen sind nur Auswüchse dieser Schichte. Zweitens setzt die Entstehung der Papillen voraus, daß sich in der Lederhaut bereits ein Blutcapillargefäßnetz entwickelt hat, und dies ist die Wirkung der haemoglobigenen Disposition. Drittens muß auch die keratogene Disposition durch die Sonderung der Epidermis in ein Hornblatt und ein Schleimblatt vorgearbeitet haben, wenn der aus dem letzteren hervorgehende epidermoidale Theil der Haar- und Federnanlagen entstehen soll. Kurz, die calorigene Disposition kann erst morphologisch wirken, wenn die collagene, haemoglobigene und keratogene ihre morphologische Schuldigkeit gethan haben.

Also kurz gesagt: Die bei der Stammesgeschichte successiv auftretenden Protoplasmadispositionen sind derart, daß sie alle gleichzeitig in einem und demselben Protoplasmastück vereinigt sein können, daß sie aber nicht gleichzeitig, sondern nur in einer ganz bestimmten

zeitlichen Reihenfolge ihre formale Wirkung zu äußern vermögen, nämlich wenn diejenige organisatorische Complication erreicht ist, auf der sie in den formalen Gang einzugreifen vermögen.

Parallelismus von Keimform und Stammform.

Daraus ergibt sich nun mit mechanischer Nothwendigkeit ein gewisser Parallelismus zwischen Stammesgeschichte und Keimesgeschichte: Die Keimesgeschichte muß in eine Reihe von Stadien zerfallen, deren jede in formaler Beziehung von einer bestimmten Protoplasmadisposition beherrscht ist und, da diese die gleiche ist, welche auch ein bestimmtes Stadium der Stammesgeschichte beherrschte, so müssen diese beiden Stadien eine gewisse Uebereinstimmung zeigen. Z. B. in der Stammesgeschichte der Wirbelthiere ist das Stadium der Knorpelfische von der chondrigenen Disposition endgiltig beherrscht, bei der Keimesgeschichte der Knochenwirbelthiere beherrscht diese Disposition das Stadium der Keimesgeschichte vom Auftritte der Rückensaite bis zum Beginn der Ersetzung der Knorpel durch Knochen, d. h. bis die osteogene Disposition zur Herrschaft gelangt, und deshalb haben die Embryonen der Knochenwirbelthiere auch die hauptsächlichsten Charaktere, die bei den Knorpelwirbelthieren den Körperbau beherrschen.

Parallelismus der Stammesgeschichte und Keimgeschichte in Bezug auf Abnahme des Wassergehaltes.

Einen weiteren Einblick in das zeitliche Verhältniß der Protoplasmadispositionen gibt die auf pag. 312 besprochene Thatsache, daß die Stammesgeschichte des Keimprotoplasmas mit einer successiven Abnahme des Wassergehaltes verlaufen sein muß.

Das Gleiche gilt nämlich auch von der Ontogenese, wie aus Folgendem erhellt: Nach Baudrimont und St. Ange*) enthielten (mit Hinweglassung der Salze):

Froschlarven vom 27. April	93·37	Wasser,	3·55	organische Substanzen
„ „ 11. Mai	91·24	„	4·56	„ „
„ „ 12. Juni	90·15	„	8·43	„ „
erwachsener Frosch	77·41	„	18·98	„ „

*) Ann. de chim. et de phys. 3. ser. XXI., pag. 195.

v. Bezold's*) und Bauer's**) zahlreichen Untersuchungen entnehme ich folgende Daten:

Halbzöllige Mausembryonen	871·56 ‰	Wasser,	128·44 ‰	feste Theile
neugeborene Maus	827·94 „	„	172.06 „	„ „
acht Tage alte Maus	767.79 „	„	232·21 „	„ „
erwachsene Maus	708·12 „	„	291·88 „	„ „
junge unbefiederte Sperlinge	789·27 „	„	210·73 „	„ „
befiederte, aber noch nicht flügge Sperlinge	736.89 „	„	263·11 „	„ „
alter Sperling	670.00 „	„	330·00 „	„ „

Ganz dasselbe Gesetz wurde auch für den Menschen, die Fledermaus, die Eidechse und die Feuerkröte gefunden. Die Angaben über das Hühnchen im Ei, das Prevost und Morin untersuchten, vervollständigen die Scala, die bei den Sperlingen gefunden wurde, dahin:

14tägiges Embryo	7·2	Procent fettfreie Trockensubstanz
21 „ „	14·6	„ „ „

Der Gehalt von Wasser und Fett ist leider nur für das Ei im Ganzen angegeben, allein es läßt sich etwa annehmen, daß zu den 7·2 Procent fettfreier Trockensubstanz des 14tägigen Embryo noch etwa 3·2 Procent Fett, zu den 14·6 Procent des 21tägigen noch 2·8 Procent Fett gerechnet werden müssen, so daß dann beim ersten 89·6 Procent Wasser, beim letzteren 82·6 Procent Wasser herauskommen. Daß für die Fische, ja, für alle Thiere ganz dasselbe Gesetz, nämlich eine stetige Abnahme des Wassergehaltes gelten muß, wird Jedem klar sein, der nur einmal mit Embryonen zu thun gehabt: der Körper derselben ist umso weicher und gallertiger, je jünger sie sind, und das ist meiner Ansicht nach ein Parallelismus, der von der größten Wichtigkeit für die Erklärung des vererbungsgeschichtlichen Theils im biogenetischen Grundgesetz ist und es verlohnt sich wohl der Mühe, hiebei einen Augenblick zu verweilen.

---

*) Zeitschrift für wissensch. Zoolog., 1857, pag. 487.

**) Ueber den Wassergehalt der Organismen, Inauguralabhandlg. Würzburg, 1856.

Morphogenetische Wirkung der Wassergehaltabnahme.

a) durch Bildung von Zellkitt.

Den besten Angriffspunkt zu einem Verständniß der Wirkung des Wassergehaltes bildet uns der Uebergang von der fluidolymphagenen zu der plastolymphagenen Disposition, welche die Entstehung der Wirbelthiere hervorrief. Wir können recht gut begreifen, daß die Gerinnungsfähigkeit oder Nichtgerinnungsfähigkeit der extracellularen Absonderungen des Protoplasmas von dem Wassergehalt des letzteren abhängt, d. h. daß ein wasserhaltigeres Protoplasma Absonderungen liefert, die gar nicht, oder nur unter besonderen, innerhalb des Körpers aber nicht gegebenen Bedingungen gerinnen, während ein wasserärmeres solche absondert, die gleich bei ihrem Austritte aus dem Protoplasma gerinnen, die Zellen einkapseln und verlöthen. Daraus läßt sich einfach einsehen, warum in der Ontogenese das Auftreten von Knorpelkapseln an eine bestimmte Periode gebunden ist: In der ganzen Periode vom Beginne der Dotterfurchung bis zur Herstellung einer aus drei Keimblättern bestehenden Embryonalscheibe ist der Wassergehalt der Embryonalzellen zu groß, um ein klebfähiges und gerinnungsfähiges Absonderungsproduct zu liefern, dasselbe tritt erst auf, wenn die Wasserabnahme einen gewissen Höhepunkt erreicht hat. Ihre Wirkung äußert sich zunächst als eine festere Verklebung, und zwar an einem ganz bestimmten Ort, nämlich da, wo Druck- und Zuggleichgewicht, also Ruhe herrscht, also in einer axialen Stelle, worüber wir schon früher gesprochen haben und im nächsten Briefe noch einmal sprechen müssen. Der Verklebung folgt die Ausscheidung der Knorpelkapseln und somit die Bildung der Rückensaite.

Noch an einem anderen Punkte läßt sich der Einfluß der Aenderung des Wassergehaltes demonstriren; Seite 313 habe ich die Vermuthung ausgesprochen, daß die chondrigene Disposition einen größeren Wassergehalt des Protoplasmas voraussetzt, als die osteogene. Ist diese Vermuthung richtig, so liegt auf der Hand, daß die Osteovertebraten während einer gewissen Fötalperiode Chondrovertebraten sind, d. h.

einen zeitlichen Parallelismus mit ihren zeitlebens chondrovertebrat bleibenden Ahnen zeigen müssen.

b) durch Steigerung der Adhäsivität.

Nehmen wir einen dritten Fall, um den morphogenetischen Einfluß des Wassergehaltes zu illustriren. Daß der Grad des Wassergehaltes in umgekehrtem Verhältnisse zu der Adhäsivität des Protoplasmas steht, haben wir bereits früher gesehen. Solange nun die Embryonalzellen ihres hohen Wassergehaltes wegen wenig adhäsiv sind, mithin sich leicht an einander verschieben lassen, werden sich die Bestandtheile der Keimscheibe eines Wirbelthieres der Oberfläche der Dotterkugel, auf der sie ruhen, überall accommodiren; sobald aber mit Abnahme des Wassergehaltes ihre Adhäsivität steigt und somit die Verschiebung auf Hindernisse stößt, so werden Krümmungen und Faltungen entstehen, sobald das numerische oder trophische Wachsthum nicht in allen Theilen der Scheibe das ganz gleiche ist; doch wir werden auf diese Verhältnisse der Embryomorphogenesis im nächsten Briefe noch besonders zurückkommen.

Nach dem Bisherigen können wir den Einfluß, den die successive Abnahme des Protoplasmawassergehaltes auf das zeitliche Verhalten der Dispositionen während der Ontogenese hat, kurz so formuliren: Die morphologische Wirksamkeit jeder Protoplasmadisposition ist an einen bestimmten Wassergehalt des Embryonalzellenprotoplasma gebunden, sie kann deshalb erst in dem Augenblicke in den Gang der Ontogenese formell eingreifen, wenn dieser Wassergehalt erreicht ist. Die Wirksamkeit der Protoplasmadispositionen ist also in doppelter Weise an eine bestimmte Reihenfolge gebunden: 1. weil ihr Eingreifen eine bestimmte Stufe der morphologischen Entfaltung des Embryo voraussetzt, 2. weil sie die Erreichung eines bestimmten Wassergehaltes verlangt.

Eine Ursache der Wassergehaltabnahme bei der Ontogenese ist die Steigerung der Contractilität durch den Gebrauch.

Ehe wir in unseren morphogenetischen Auseinandersetzungen weiter fortfahren, müssen wir noch zu ermitteln suchen, welche Einflüsse die successive Abnahme des Wassergehaltes im Verlaufe der Ontogenese hervorrufen. In dieser

Richtung geben mir einige eigene, noch nicht abgeschlossene und deshalb auch noch nicht publicirte Untersuchungen über den Einfluß des Gebrauches auf die Muskeln einen schätzbaren Fingerzeig. Ich habe nämlich mit Hilfe meines Collegen Prof. Dr. O. Schmidt festgestellt, daß an einem und demselben Thiere die stärker gebrauchten Muskeln wasserärmer sind, als die minder gebrauchten. So fanden wir bei einem Hunde an einem und demselben Fuß in dem stärker gebrauchten Wadenmuskel (Gastrocnemius) 73·73 % Wasser, in seinem minder angestrengten Antagonisten, dem M. tibialis anticus, dagegen 74·07 % Wasser. An einem anderen Hunde enthielt der stärker beschäftigte lange Rückenstrecker (M. longissimus dorsi) 74·17 % Wasser, der ihm gegenüberliegende, weniger angestrengte M. psoas 76.51 %. Ganz dieselben Resultate erhielten wir beim Pferd. In gleicher Richtung ist Folgendes zu deuten.

Wassergehaltunterschied antagonistischer Muskeln.

Ich verglich 25 Mann Rekruten, die erst 16 Tage die Kaserne bezogen hatten, mit 25 Mann des zweiten und dritten Jahrganges innerhalb einer Compagnie in folgender Weise: Für jeden Mann wurde der Kubikinhalt eines Cylinders berechnet, dessen Höhe der Körperlänge und dessen Peripherie dem mittleren Brustumfange entsprach, und dann bestimmt, wie viel von dem ermittelten Körpergewicht auf einen Cubik-Decimeter dieses Cylinders kommt. Ich fand so im Durchschnitt für den Cubik-Decimeter Recrut ein Gewicht von 643 Gramm, für den Cubik-Decimeter gediente Mannschaft 672 Gramm, also ein Mehr zu Gunsten der Uebung von 29 Gramm oder für einen Mann mittleren Volumens (104 Cubik-Decimeter) ein Mehr von rund 3000 Gramm. Diese bedeutende Zunahme des specifischen Gewichtes kann wohl nur dahin gedeutet werden, daß durch die Uebung das specifisch leichtere Fett abnimmt und der Wassergehalt gleichfalls.

Messungen an Soldaten.

Obige Ergebnisse weisen mithin darauf hin, daß rhythmische Contractionen, wie sie durch die kinetisch wirkenden Reize der Außenwelt hervorgerufen werden, eine stufenweise

Verminderung des Wassergehaltes zur Folge haben. Es liegt auch auf der Hand, daß dieser Factor bei der Ontogenese in Thätigkeit ist, d. h., daß die contractile Thätigkeit des Gesammtprotoplasmas eines Thieres während des Verlaufs seiner Ontogenese an Intensivität stetig zunimmt. Im Anfang zeigt das Keimprotoplasma nur die äußerst schwachen, kaum constatirbaren amöboiden Bewegungen, wie sie z. B. Oellacher beim Forellenkeim beschreibt. Hiezu gesellen sich nach der Befruchtung die ausgiebigeren Furchungsbewegungen oder Bewegungen des numerischen Wachsthums, in dritter Instanz erscheinen die noch ausgiebigeren muskulösen Fötalbewegungen und nach der Geburt steigt die Intensität der letzteren rasch an in Folge der Arbeit im Kampf um's Dasein.

Anpassungsgeschichtlicher Theil des Grundgesetzes.

Die im Obigen gewonnene Einsicht in den vererbungsgeschichtlichen Theil des biogenetischen Grundgesetzes ladet nun auch noch zu einer Erörterung der Anpassungsgeschichte ein. In meinen diesbezüglichen Betrachtungen in der Schrift: „In Sachen Darwin's" habe ich nur den Einfluß besprochen, den bei der phylogenetischen Fortentwicklung die Zurückverlegung eines bestimmten Entwicklungsstadiums aus der postfötalen Periode in die fötale 2c. auf die Abänderung der Keimform gegenüber der Stammesform haben muß. Hiezu kommen aber noch einige weitere Umstände, von denen ich die hauptsächlichsten bezeichnen will.

Anpassung durch das raumliche Verhalten der Dispositionen.

Der wichtigste Act in der Anpassungsgeschichte ist natürlich das Hinzutreten einer neuen Protoplasmadisposition zu den alten. Hier handelt es sich um die gegenseitige Anpassung der alten und der neuen Disposition, indem dieselben gewissermaßen einen Kampf um's Dasein, einen Kampf namentlich um den Raum mit einander führen, wie ich das oben bezüglich der squamigenen sauroiden Disposition und der calorigenen, sowie zwischen der mucigenen und keratogenen geschildert habe: sie streiten mit einander um den Raum, auf dem sie ihre morphologischen Wirkungen entfalten können, und ob die alten oder die neuen Dispositionen

sich mehr Raum erobern, hängt nicht blos von dem Verhältniß ihrer Intensitäten, sondern auch davon ab, welche die günstigeren Existenzbedingungen für sich vorfindet. So haben wir z. B. oben gesehen, daß der Raum, welchen die calorigene (haar- und federnerzeugende) Disposition der squamigenen abringt, von mehreren Umständen abhängt, erstens von dem Verhältniß zwischen Volum und wärmeabgebender Oberfläche, zweitens von der Wasser- und Wärmeabsorptionskraft der umgebenden Medien.

Anpassung durch das zeitliche Verhalten der Dispositionen.

Ein weiterer die Anpassungsgeschichte erläuternder Umstand ist, daß die Dispositionen nicht blos im räumlichen Wettkampfe mit einander stehen, sondern, wie wir oben sahen, auch in zeitlichem. Während z. B. bei den Knorpelfischen die chondrigene Disposition bis zum Schluß der Ontogenese ihr Recht in der ganzen Ausdehnung des Skelettes behauptet, muß sie mit Eintritt der osteogenen Disposition dieser den Endabschnitt der Ontogenese abtreten und damit ist eine ganz bedeutende Abänderung der Keimform der Knochenthiere gegenüber der erwachsenen Form des Knorpelthieres, von dem das Knochenthier abstammt, gegeben. Die Keimform des Knochenthieres wird weniger der erwachsenen Stammform ähneln, als einem bestimmten Keimstadium derselben. Die Ontogenese der Descendenzform und die der Stammform laufen also nur bis zu dem Moment annähernd parallel, in welchem die osteogene Disposition in der ersteren zu wirken beginnt, denn von hier an werden die beiden Ontogenesen bedeutend divergiren. Am hübschesten läßt sich die Sache bei den Kiemenspalten demonstriren. Die Ontogenesen der Anamnier und Amnioten laufen parallel bis zu dem Augenblick, in welchem die keratogene Disposition der letzteren die Verwachsung der Kiemenspalten veranlaßt, und das geschieht, ehe die Kiemenbogen Zeit gehabt hatten, die Kiemenblättchen hervorknospen zu lassen, deshalb ähnelt die betreffende Keimform der Amnioten in Bezug auf den Kiemenapparat dem erwachsenen Fisch viel weniger, als dem Keimstadium des Fisches, in welchem er

noch keine Kiemenblättchen hatte, und es ist begreiflich, daß alle die Charaktere, welche der Fisch nach diesem Zeitpunkt während seiner Ontogenese sich erwirbt, wenig Aussicht haben, bei der von ihm abstammenden Amniotenform voll zur Entwicklung zu kommen.

Die abgekürzte Wiederholung der Phylogenese.

Hier läßt sich nun auch eine präcise Darstellung dafür geben, inwiefern die Ontogenese eine abgekürzte Wiederholung der Stammbaumgeschichte ist. Wenn durch Hinzutreten einer neuen morphologisch wirksamen Protoplasmadisposition eine phylogenetische Fortentwicklung erfolgt, so wird die Ontogenese der Stammform in zwei Zeitabschnitte zerfällt, die von einander durch den Zeitpunkt geschieden sind, in welchem die neue Disposition ihre morphologische Wirkung entfaltet. Die Ontogenese der Keimform wiederholt jetzt nur den ersten dieser Abschnitte, der zweite fällt weg und das ist buchstäblich eine abgekürzte Wiederholung. Weiter ist klar: Solange die neue Disposition noch schwach entwickelt ist, wird sie erst in einem viel späteren Zeitabschnitte der Ontogenese morphogenetisch eingreifen können, und so wird der Betrag der Abkürzung gering sein. Dieser wird steigen, je kräftiger die Disposition ist und je mehr ihr die äußeren Entwicklungsbedingungen zu Hilfe kommen, je früher sie also in den Gang der Ontogenese eingreifen kann.

Dies erklärt auch, wie aus dem Gang der Ontogenese der Descendenzform ein Glied, das einer bestimmten Stammform entspricht, ganz verschwinden oder so alterirt werden kann, daß wir den Parallelismus nicht mehr zu erkennen im Stande sind. Dies wird eine neue Disposition bewirken, die entweder qualitativ oder quantitativ befähigt ist, schon weit zurück in der Ontogenese morphologisch einzuwirken und damit gewissermaßen eine ganze Reihe von Keimformen aus den Fugen zu bringen. Für eine solche Disposition halte ich z. B. die chondrigene, sie hat sonder Zweifel aus der Ontogenese der Wirbelthiere eine ganze Reihe von mollus-coiden Stammformparallelen so völlig weggewischt, daß wir

heutzutage nicht mehr entscheiden können, wo die Vertebratogenese begann. Von ähnlich einschneidender Wirkung mußte auch die chitinogene Disposition sein.

Anpassung durch Aenderung der Entwicklungs-Bedingungen.

Von größtem Einfluß für die Anpassungsgeschichte sind natürlich die so großer Variation fähigen Entwicklungsbedingungen. Ob die Entwicklung ganz außerhalb des Mutterorganismus oder zum Theil in-, zum Theil außerhalb von Statten geht, in welchem Verhältniß die uterinale und extrauterinale Periode zu einander stehen, in welchem Zeitpunkte bei extrauterinaler Entwicklung das Thier die Eischale verläßt, ob die Entwicklung in Wasser oder Luft oder Erde vor sich geht, wie groß die Wärmesumme und wie die Vertheilung der Wärme über die Entwicklungsperiode ist u. s. w., ist natürlich von eingreifendem Einfluß nicht blos auf das Endresultat der Ontogenese, sondern auch auf die Erscheinungsform aller Keimstadien, so daß die mannigfaltigsten Anpassungen werden platzgreifen müssen.

Andere Formulirung des Grundgesetzes nöthig.

Diese Auseinandersetzungen sind, wie mir der Leser gewiß einräumen wird, so wesentliche Ergänzungen des biogenetischen Grundgesetzes, daß es nothwendig wird, an die Stelle der Häckel'schen Formulirung eine andere zu setzen. Ich kann mir das umso eher erlauben, als Häckel nicht der Entdecker der diesem Gesetz zu Grunde liegenden Thatsachen ist, denn diese datiren schon auf Bär's classische Untersuchungen und noch weiter zurück; auch hat vor Häckel schon die ältere naturphilosophische Schule eine Ahnung von dem Causalzusammenhang von Keimgeschichte und Stammesgeschichte gehabt und Darwin und Fritz Müller erfaßten die Bedeutung der diesbezüglichen Thatsachen für die Descendenztheorie, was Häckel in seiner neuesten Publication*) auch ausdrücklich hervorhebt. Ich glaube deshalb keinen Eingriff in wohlerworbene Autorrechte zu thun, wenn ich für die obige, entschieden unvollständig gewordene Häckel'sche Formel folgende vorschlage:

*) Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte. Jena 1875, Seite 7 und 8.

Meine Formulirung des biogenetischen Grundgesetzes.

1. Die phylogenetische Fortentwicklung besteht darin, daß das durch alle Generationen hindurch continuirliche, nur bei jeder neuen Generation in einen neuen Hüllorganismus eingekapselte Keimprotoplasma zu seinen bereits vorhandenen morphologisch wirksamen, aus bestimmten chemisch-physikalischen Qualitäten bestehenden Dispositionen in einer bestimmten zeitlichen Reihenfolge stets neue hinzuerwirbt.

2. Jede neue Disposition unterscheidet sich von ihrer Vorgängerin in drei Punkten:

a) Die Entfaltung ihrer Wirksamkeit ist an einen niedrigeren Wassergehalt des Protoplasmas geknüpft.
b) Die Entfaltung ihrer Wirksamkeit ist an einen höheren Grad der Differenzirung des Körpers geknüpft, als der ihrer Vorgängerin.
c) Sie besteht in einem höheren Grad der Empfindlichkeit des Protoplasmas gegen differenzirend wirkende Einflüsse, die sich theils als Metamorphosirungsfähigkeit des Protoplasmas, theils als Fähigkeit, bestimmte flüssige oder festwerdende Absonderungsproducte zu bilden, äußert.

3. Beim Verhalten der neuen Protoplasmadisposition zu ihrer Vorgängerin ist das zeitliche und räumliche zu unterscheiden.

a) Zeitlich: Die zuletzt erworbene Disposition löst ihre Vorgängerin insoferne zeitlich ab, als sie jeweils das Ende des ontogenetischen Entwicklungsganges beherrscht und nur für eine frühere Stufe ihrer Vorgängerin freie Hand läßt.
b) Räumlich: In diesem Stück verhalten sie sich so, daß sie entweder sich gar nicht behindern, oder so, daß die folgende eine vorhergehende örtlich verhindert, ihre morphologische Wirksamkeit zu entfalten, an anderen Orten dagegen nicht.

4. Diese Vermehrung der morphologisch wirksamen Protoplasmadispositionen bedingt eine Steigerung der Entfaltungsfähigkeit der Hüllorganismen des Keimprotoplasmas

auf dem Wege der Ontogenese und so wird die phylogenetische Fortentwicklung begleitet von einer steigenden Organisationshöhe der Hüllorganismen: es entsteht eine Ahnenkette, in der sich die folgenden Glieder durch complicirtere Organisation von den vorhergehenden unterscheiden. Jedes dieser Glieder trägt wesentlich den Charakter, welcher der jeweils jüngsten Protoplasmadisposition seine Entstehung verdankt.

5. Der Proceß der Ontogenese stimmt mit der Phylogenese in folgenden Punkten überein:

a) Er verläuft wie sie unter einer stetigen Abnahme des Wassergehaltes.

b) Er verläuft wie sie unter stetiger Zunahme des morphologischen Differenzirungsgrades.

c) Es kommen in demselben alle morphologischen Protoplasmadispositionen zur Entfaltung, die während der Phylogenese erworben worden sind, und die Entfaltung derselben ist an die gleichen zeitlichen, räumlichen und physikalischen Bedingungen geknüpft, wie bei der Phylogenese, d. h., jede an das ihr entsprechende Stadium der Wassergehaltsabnahme und an eine bestimmte Differenzirungshöhe.

6. Die Folge dieser Uebereinstimmung ist eine gewisse räumliche und zeitliche Wiederholung der Phylogenese durch die Ontogenese.

a) Die räumliche Wiederholung besteht darin, daß das Endglied des Phylums am Ende seiner Ontogenese die morphologischen Charaktere seiner Ahnenreihe in sich vereinigt, und zwar in ganz bestimmter räumlicher Anordnung.

b) Die zeitliche Wiederholung besteht darin, daß der Gang der Ontogenese entsprechend der zeitlichen Aufeinanderfolge, in welcher die Protoplasmadispositionen ihre Wirksamkeit der Reihe nach entfalten, in eine Reihe von Keimformen sich auflösen läßt, welche denjenigen Stammformen ähneln, deren Ontogenese bis zu ihrem Abschluß von der in dem be-

treffenden Keimstadium herrschenden Protoplasma-
disposition beherrscht war. Diese Wiederholung ist
jedoch eine abgekürzte, d. h. die Keimformen ähneln
nicht der erwachsenen Form der betreffenden Stamm-
form, sondern einer bestimmten Keimform derselben.
Welche das ist, hängt von dem zeitlichen Verhalten
der neu auftretenden, das nächste Keimstadium be-
herrschenden Protoplasmadisposition zu ihrer Vor-
gängerin ab, d. h. davon, wie frühe erstere in die
Ontogenese einzutreten vermag. Je früher sie das
thut, umso kürzer ist der Abschnitt der Ontogenese
des Vorfahren, welcher von der Ontogenese des
phyletischen Endgliedes wiederholt wird.

7. Abgesehen von der Abkürzung ist die Wiederholung der Stammformen durch die Keimformen deshalb keine exakte:

a) weil die neue Disposition schon, ehe sie zu selbstständiger morphologischer Wirksamkeit kommt, modificirend auf die früheren ontogenetischen Stadien einwirken kann und

b) weil im Laufe der Phylogenese immer auch ein Wechsel in den Entwicklungsbedingungen stattgefunden hat, was Anpassungsvorgänge hervorruft, die weit in die Ontogenese zurückgreifen können.

8. Die Kette der wichtigsten morphologisch wirksamen Protoplasmadispositionen, um die es sich bei Ontogenese und Phylogenese der Wirbelthiere handelt, ist folgende:

a) die differenzive,
b) die adhäsive,
c) die fluidolymphagene und mucigene,
d) die chondrigene, collagene und haemoglobigene.
e) die osteogene,
f) die keratogene,
g) die calorigene.

Werth meiner Formel.

Mit dieser Formulirung ist das bisher gewissermaßen in der Luft schwebende biogenetische Grundgesetz auf soliden

chemisch-physikalischen Boden gesetzt. Während man bei der Häckel'schen Formulirung, deren große Verdienste ich übrigens durchaus nicht herabsetzen will, die Phasen der Stammesgeschichte sich kaum anders vorstellen konnte, denn als eine Reihenfolge gleichsam metaphysischer Schablonen, in welche der Reihe nach die plastische Masse des Embryo hineingepreßt wird, wie ein knetbares Materiale in eine Hohlform, hat jetzt die Sache Fleisch und Blut und diejenige Continuität gewonnen, welche Häckel durch das bis dato inhaltsleere Wort „Vererbung" nicht herzustellen vermocht hat. Die Ursache, warum bisher alle Bemühungen, dem Worte „Vererbung" einen greifbaren Inhalt zu verschaffen, gescheitert sind, liegt meiner Ueberzeugung nach darin, daß wir das Problem am falschen, d. h. am schwierigsten Ende angefaßt haben. Beim gegenwärtigen Zustande unserer chemischen und physikalischen Kenntnisse von der lebendigen Substanz ist der Versuch, die Vererbung von individuellen oder Species- oder Gattungsmerkmalen erklären zu wollen, rein hoffnungslos, während ein Versuch, die Vererbung der Merkmale verschiedener Typen und Classen, wie ich im Obigen zeigte, relativ leicht gelingt, d. h. ohne alle weitere eingehende Detailforschungen, einfach durch Benützung dessen, was die Detailforschung längst zu Tage gefördert hat. Es ist keine Anmaßung, wenn ich behaupte, daß die Lehre von der Vererbung nur dadurch vom Flecke gebracht werden kann, daß man den Weg, den ich im Obigen vorgezeichnet habe, weiter verfolgt, denn es ist eine ganz einfache Forderung der wissenschaftlichen Methode, ein Problem nicht an seinem schwierigsten, sondern an seinem faßbarsten Ende anzugreifen. Und dann noch Eines, was mir bei Durchlesung der His'schen Schrift „Unsere Körperform" sich aufgedrängt hat.

Welche Anforderungen sind an eine Theorie zu stellen?

Wenn man auf dem Gebiete der Wissenschaft vom Lebendigen Theorien aufstellen will, wie die von der Zeugung, Vererbung 2c., so darf man das nicht über den Kopf

der Detailforschung hinweg thun. Soll eine Theorie Boden haben, so muß sie die Gesammtsumme dessen, was die Detailforschung zu Tage gefördert hat, in sich aufnehmen. Z. B. wenn Jemand eine Theorie der Zeugung aufstellen will, so darf er nicht vergessen, daß der Effect der Befruchtung eine Intensitätszunahme der Lebenserscheinungen ist, daß mithin eine Zeugungstheorie all dem Rechnung zu tragen hat, was die Detailforschung über das Wesen der Lebenserscheinungen zu Tage gefördert, und unter diesem steht oben an, was man über thierische Elektricität weiß. Eine Zeugungstheorie, die das vernachlässigt, ist im Vorhinein ein Anachronismus, und His, der diesen Fehler beging, hat deshalb nichts producirt, als eine Aufwärmung eines Satzes von Aristoteles. Ebenso ist es mit Vererbungstheorien: Wenn eine solche nicht nur das, was wir über die Natur der Lebenserscheinungen wissen, sondern auch die zahlreichen Ergebnisse der vergleichenden Zoochemie über die Verschiedenheit in der chemischen Zusammensetzung der verschiedenen Thierkörper ignorirt, so wird er nichts weiter gethan haben, als Worte ohne Inhalt zu schaffen, die nicht das Papier werth sind, auf dem sie gedruckt stehen. Ich habe mich nun auf dem Gebiete der Theorieaufstellung versucht, auf pag. 134 habe ich eine Theorie der Zeugung gegeben, auf pag. 211 eine Theorie der Morphogenesis und Physiogenesis der Gewebe, in diesem und den zwei vorhergehenden Briefen eine Theorie der Vererbung, eine Theorie der Differenzirung des Thierreiches und der phylogenetischen Fortentwicklung, eine Theorie der Vertebratogenese, der Articulatogenese, der Amniotogenese, der Ornitho- und Mammaliogenese 2c., und denke mir, es frage mich Jemand: „Welchen Werth legst Du Deinen Theorien bei?" dem würde ich antworten: Nur einen methodologischen! 1. insofern, als ich sage, die Wissenschaft besteht nicht allein in der Anhäufung von thatsächlichem Detail, sondern in der Verknüpfung desselben zu allgemeinen Gesichtspunkten und der Eruirung der Gesetze, die das Detail beherrschen; 2. insoferne ich den

Grundsatz zur Geltung zu bringen suche, daß eine Theorie nichts mehr, aber auch nichts weniger sein soll, als die Verknüpfung der Ergebnisse der Detailforschung zu einem einheitlichen Ganzen; 3. insoferne ich durch die Theorie zeige, wo die Detailforschung Lücken gelassen hat und wie sie auszufüllen sind, und 4., indem ich zeige, daß man den schwierigsten Problemen auf den Leib rücken kann, wenn man nicht mehr zu erklären versucht, als man kann.

Stuttgart, December 1875.

Fünfzehnter Brief.

Die Hauptaxen der organischen Körper.

Nachtheil der Spezialisirung der Wissenschaft,

Es ist eine nothwendige Consequenz der Arbeitstheilung auf dem Gebiete der Naturwissenschaften, daß fast alle Forscher sich eingehender nur mit einem Theile der Naturobjecte oder einer bestimmten Erscheinungsreihe derselben beschäftigen. Wir verdanken dieser weitgehenden Arbeitstheilung, daß die Wissenschaft heute über eine ungeheure Summe bis in das minutiöseste Detail gehender Beobachtungen verfügt. Die Beschaffung dieses Capitals ist die erste Aufgabe der Wissenschaft und die Grundlage zu allem Weiteren, weshalb wir diese Arbeitstheilung immer werden festhalten müssen. Allein eine Gefahr bringt sie doch mit sich: die Gefahr der Einseitigkeit, die namentlich dann mißlich wird, sobald wir an die eigentliche wissenschaftliche Verarbeitung dieses Materials, d. h. an die Ergründung der allgemeinen Gesetze, an die Erforschung des ursachlichen Zusammenhanges der Erscheinungen gehen. Nirgends zeigt sich das deutlicher, als auf dem Gebiete der Morphologie, namentlich aber der Morphogenesis, d. h. der Lehre von der Gestaltung und den Gestaltungsursachen. Während die Untersuchungen des Chemikers längst lückenlos die ganze stoffliche Welt vom fernsten Nebelfleck bis zu Thier und Pflanze umspannen und die stoffliche Einheit der Naturobjecte, sowie die allgemeine Herrschaft der chemischen Affinität und der Molekularbewegungen über die Gruppirung der

besonders fühlbar bei Morphologie.

Stoffe zu chemischen Verbindungen längst anerkannt ist; während der Physiker die Centralkräfte und die verschiedenen Bewegungsarten des Stoffes durch das ganze Gebiet der Natur verfolgt, sind in Bezug auf die dritte Betrachtungsseite der Natur, die formale, bisher der Astronome, der Krystallograph, der Geologe und Geographe, der Botaniker und der Zoologe ihre eigenen Wege gewandert. Es giebt eine allgemeine Chemie, eine allgemeine Physik, allein eine allgemeine Morphologie und Morphogenesis giebt es bis heute noch nicht und wenn wir die speciellen Morphologien der Thiere, Pflanzen, Krystalle, Gesteine und Weltkörper mustern, so staunt man namentlich über die große Kluft, welche die Morphologie der Organismen von der der Anorganismen trennt. Bei den letzteren ist man überall bemüht, die Formgebung auf bekannte chemisch-physikalische Vorgänge zurückzuführen und zwar, wenn wir allenfalls die Krystallogenesis ausnehmen, mit dem glücklichsten Erfolge: die Siderogenesis (Sternwerdung) und Tellurogenesis (Erdwerdung) sind schon seit Kant und La Place der Hauptsache nach vollendete und nur noch im Detail Schwierigkeiten bietende Wissenschaften. Sobald wir uns aber zu den Organismen wenden, tritt uns an Stelle der Erörterung über die Wirkungsweise bekannter Formungskräfte eine dem Gebiete der Physik und Chemie fast entrückte Vis formativa entgegen, die Vererbungskraft, die bisher fast ausschließlich die Morphogenesis beherrscht oder, richtiger gesagt, eine Morphogenesis der Organismen bisher verhindert hat. Nur die Botanik hat mit Glück energische Anstrengungen gemacht, um auf ihrem Gebiete den Formungskräften der unorganischen Welt ihr Recht zu erobern. Im Jahre 1857 habe ich in meiner Abhandlung über „Symmetrie und Regularität"*) einen schüchternen Versuch gemacht, auch die Gestaltwerdung

Vis formativa.

Erste Versuche physikalischer Betrachtungsweise.

*) Sitzungsberichte der mathem.-naturw. Classe der Wiener Akademie der Wissenschaften, 1857.

der Thiere einer physikalischen Betrachtung zu unterwerfen. Ich habe in meiner Abhandlung über den „Längenwachsthum der Knochen"*) und in einer zweiten über „Wachsthumsbedingungen"**) diesen Weg fortgesetzt. Ehe meine beiden letzten Arbeiten erschienen, hat Häckel, anknüpfend an meine erste Publication und an die Arbeiten von Bronn, Joh. Müller und Burmeister, die stereometrische Betrachtungsweise der Organismen energisch in die Hand genommen und ein sehr ausführliches System der thierischen Grundgestalten unter dem Titel „Promorphologie" (Grundgestaltlehre) in seiner „Generellen Morphologie der Organismen", pag. 375—574, gegeben, an welcher spätere Forscher nur wenig zu bessern haben werden (einige unbedeutende Aenderungen habe ich in meinem Lehrbuch der allgemeinen Zoologie, pag. 281, ff. vorgeschlagen). Häckel hat übrigens sich darauf beschränkt, die Grundformen zu analysiren, zu definiren und zu benennen, eine Promorphogenesis, d. h. eine Darlegung der Ursachen dieser bestimmten Formen, hat er nicht gegeben. Einige kurze, aber sehr unvollständige Andeutungen über letzteren Punkt enthält mein genanntes Handbuch. Ich will jetzt die Sache etwas ausführlicher behandeln und die Einflüsse untersuchen, welchen die die organischen Grundgestalten beherrschenden hauptsächlichsten Axenrichtungen ihre Entstehung verdanken.

Promorphogenesis. Ausgangspunkt derselben, die Kugel.

Die Grundgestalt eines ruhenden, seinen eigenen Cohäsionskräften überlassenen, von der Erdschwere nicht beeinflußten Stückes undifferenzirten Protoplasmas oder sagen wir kurzweg der Eizelle oder einer gänzlich unbehindert sich entwickelnden Zelle ist die Kugel. Der Ursachen für diese Form sind es zweierlei: die eine ist der halbflüssige Aggregatzustand des Protoplasmas, der bewirkt, daß seine Form die eines Tropfens ist, der in einer Flüssigkeit von gleichem specifischen Gewichte schwebt; die zweite Ursache ist die Gewebsspannung, von der wir bereits pag. 189 und ff. ge-

*) „Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft" Band V.
**) „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie", Band XX.

ſprochen haben. Das Wachsthum durch Endosmoſe verwandelt jede Zelle, ja im weiteren Sinne jeden Thierkörper in eine geſpannte, d. h. unter Druck von innen ſtehende Blaſe mit elaſtiſchen Wänden und verſchiebbarem Inhalt. Sobald nun wie bei der primären Zelle der Inhalt der Blaſe gleichartig und leicht verſchieblich iſt und die Wand der Blaſe rund um dem innerlichen Druck den gleichen elaſtiſchen Widerſtand leiſtet, alſo rundum gleich feſt iſt, muß ſie, ſofern ſie nicht durch äußere Umſtände daran verhindert wird, die Kugelgeſtalt annehmen. Aus dieſem Grunde muß die Promorphogeneſis der Organismen, d. h. die Lehre von der Entſtehung der Grundformen, von der Kugelgeſtalt ausgehen.

Der Polyeder.

Als nächſte Abweichung von der Kugel wollen wir *Häckel's vielaxige* Geſtalt, den *Polyeder*, betrachten. Dieſe namentlich bei gewiſſen Gewebszellen ungemein häufige Grundform kann aus der Kugel durch drei Urſachen entſtehen. Bei den im Verband lebenden Zellen iſt die gewöhnlichſte Urſache der *Seitendruck* durch die anliegenden Zellen, bei den freien Zellen oder Cytoden ſowie bei Zellverbänden kommt bleibende Polyedrie am häufigſten durch das Auftreten *innerlicher Hartgebilde* (Kalk- oder Kieſelſkelette) zu Stande, indem dieſe, wenn auch der Proceß keine eigentliche Kryſtalliſation iſt, doch ſehr gerne nach ganz beſtimmten Richtungen auswachſen. Die ſchönſten Belege bilden die von *Häckel* ſo vortrefflich unterſuchten *Radiolarien*. Mehr vorübergehende, jedoch auch bleibende Polyedrien werden durch *active Protoplasmabewegungen*, die beſtimmte Punkte der Oberfläche vordrängen, erzeugt.

Die Hauptaxer.

Die zweite Abweichung von der Kugelgeſtalt bilden die *Hauptaxer*, bei denen eine beſtimmte Axe die Richtung einer größeren oder geringeren Ausdehnung des Körpers bezeichnet. Die hierher gehörigen ſtereometriſchen Grundformen ſind das Sphäroid, Ellipſoid, die Linſenform, der Cylinder, die Spindel, die Eiform und der Kegel. Eine der allgemeinſten Urſachen für das Auftreten einer Hauptaxe iſt uns durch die Verſuche *Traube's* über die künſtliche Zellbildung

speziell durch die Fortsetzung derselben durch den Botaniker Reinke gezeigt worden, der fand, daß die Ausdehnung in der Richtung erfolgt, in welcher der Widerstand am geringsten ist. Dieser eigentlich auf platter Hand liegende und doch erst für die Morphogenie der Organismen zu entdeckende Satz ist von großer Tragweite für unsere Frage und wir müssen bei ihm länger verweilen.

Maximalausdehnung erfolgt in der Richtung des geringsten Widerstandes.

In erster Linie ist der Satz von Wichtigkeit für die Differenzirung der Gewebszellen, denn er erklärt, von welchem Einfluß die äußeren Druckverhältnisse für eine von anderen Zellen umgebene Zelle in Bezug auf die Gestaltung derselben ist: sind die Widerstände rundum gleich groß, so entstehen die kugeligen oder polyedrischen kurz die isodiametrischen Gewebszellen, die das Parenchymgewebe der Botaniker bilden, ist dagegen der von der Umgebung ausgehende Widerstand in irgend einer Richtung geringer als in allen Uebrigen, so bildet sich eine hauptaxige Grundform aus und dahin gehören die spindelförmigen und fadenförmigen Zellen des sogenannten Prosenchymgewebes der Botaniker und die fädigen und spindelförmigen Zellgebilde des Thierkörpers. Wir können deshalb hier die auf pag. 241 offen gelassene Frage nach der Morphogenesis der Muskeln noch einmal aufnehmen. Ich habe dort gesagt, daß allgemein ihre Längsaxe parallel der Oberfläche des Körpers liege. Ist der Satz vom Auswachsen der Zelle in der Richtung des geringsten Widerstandes richtig, so müssen in dem Thierkörper die Widerstände in einer zur Oberfläche parallelen Richtung geringer sein, als in einer, die mit der Oberfläche einen Winkel bildet. Dieß ist nun auch vollkommen richtig und einfach so zu präzisiren: Die Größe des Widerstandes steht in umgekehrtem Verhältniß zur Größe des der Ausdehnung zur Verfügung stehenden Raumes. Versetzen wir eine Zelle in das innere einer mit schwer verschieblichen Materie erfüllten Kugel, die von einer elastischen Hülle umschlossen ist, und zwar dicht unter die letztere, so verhält sich der Raum, welcher ihr zur Ausdehnung parallel zur Oberfläche zur Verfügung steht, zu dem, welcher ihr bei

Morphogenesis der Muskelfasern.

a) warum wachsen sie nicht isodiametrisch?

radiärem Wachsthum geboten ist, wie die Peripherie eines Kreises zu dessen Radius also wie $\pi : 1$; mit anderen Worten: der Widerstand, welcher sich bei einer peripherisch gelegenen Zelle dem radiären Wachsthum entgegenstellt, ist 3,14 . . . mal größer als der, welchem das Wachsthum parallel der Körperoberfläche begegnet.

b) Warum wachsen sie einaxig?

Damit ist nun allerdings blos erklärt, warum eine solche Zelle nicht in radiärer Richtung wächst, nicht aber warum sie blos in einer einzigen der zahllosen Richtungen wächst, die auf der Ebene einer Kugelschale denkbar sind, also nicht in allen oder mehreren zugleich sich ausdehnt. Auch diese Frage ist wieder in eine solche des verfügbaren Raumes zu verwandeln. Zunächst befindet sich die einer mittleren Gewebsschichte angehörige Zelle seitlich allerwärts von Schicksalsgenossinnen umringt, von denen jede das gleiche Ausdehnungsbestreben hat, daraus geht hervor, daß, wenn überhaupt eine Ausdehnung zu Stande kommen soll, alle einer und derselben Schichte angehörigen Zellen nur nach der Richtung sich ausdehnen können, in welcher die Fläche wächst, in der sie liegen. Diese Richtung ist nun gegeben durch die Richtung, *in welcher sich der Gesammtkörper ausdehnt*. Dehnt sich dieser in der Richtung sämmtlicher Radien gleich stark, bleibt also eine Kugel mit wachsendem Radius, so werden auch alle Zellen nach allen in der Ebene der Kugelschale liegenden Richtungen sich ausdehnen, also isodiametrisch bleiben. Dehnt sich dagegen der Gesammtkörper in der Richtung einer Axe stärker aus als in den übrigen, so werden alle Zellen die gleiche Wachsthumsrichtung einschlagen. Damit haben wir das allgemeine Vorkommen einer Längsmuskellage bei allen den Thieren erklärt, welche ein exquisites Längewachsthum zeigen, also bei Wirbelthieren, Artikulaten und Gliederwürmern und auf dieselbe Weise erklärt sich das Prosenchymgewebe der Pflanzen.

Erklärung der Ringfaserschichte.

Etwas complicirter gestaltet sich die Sache bei der Erklärung der Ringmuskelschichten, wie sie am Darmschlauch, den Gefäßröhren, dem Hautmuskelschlauch vieler Thiere

u. s. w. vorkommt, deren Zellen zwar auch parallel der Oberfläche auswachsen, allein rechtwinklig zur Längsmuskelschichte.

Hier scheint mir der Umstand einen Fingerzeig zu geben, daß bei den Pflanzen keine Ringfaserschichte vorkommt, die Sache also auf eine Eigenschaft der thierischen Zelle zurückzuführen ist, welche der Pflanzenzelle mangelt, und das scheint mir die Contractilität zu sein. Wenn in der Wand einer beiderseits geschlossenen elastischen Röhre eine Schichte contractiler Längsfasern sich zusammenzieht, so erfährt eine mit ihnen verkittete Zelllage eine Verkürzung in der Längsaxe und eine Ausdehnung in der darauf senkrechten Richtung. Damit ist für die Zellen derselben eine rechtwinklig zur Verkürzungsaxe stehende Wachsthumsrichtung gegeben.

Wir können die Sache auch umgekehrt nehmen: Besteht die Ringfaserlage zuerst, so ergibt deren Contraction für die Zellen der anliegenden Schichte eine Zusammenpressung auf dem Rohrquerschnitt und eine Verlängerung parallel der Cylinderaxe. Jetzt bleibt natürlich die Frage zu lösen, ob die Ringfaserschichte oder die Längsfaserschichte die primäre ist. Die mir zugängliche Literatur hat mir darüber keinen directen Aufschluß gegeben und ich mache hier nur darauf aufmerksam, daß die Ringfaserschichte der differenzirend wirkenden Gränzschichte (Epidermis, Epithel oder Endothel) stets näher liegt, als die Längsfaserschichte. Die Antwort ist also dahin zu suchen, ob die Steigerung der contractilen Eigenschaft in der tieferen oder in der oberflächlicheren zuerst auftritt, was ich vorläufig nicht zu entscheiden wage. Jedenfalls aber sehen wir daraus, daß es sich bei dieser so allgemeinen Differenzirung der Muskularis in zwei Schichten von rechtwinklig sich kreuzendem Faserzug um einen Act der concentrischen Differenzirung und darum handelt, daß die Steigerung der contractilen Eigenschaft abhängig ist von

einer bestimmten Entfernung von der differenzirend wirkenden Oberfläche.

Wachsthumsrichtung der Nerven.

Zur Vollständigkeit gehörte nun natürlich noch die Erörterung der Wachsthumsrichtung der Nerven, welche, wie wir pag. 240 sahen, die der Muskeln unter einem Winkel schneidet.

Um den Leser bei diesem Detail nicht zu lange aufzuhalten, bemerke ich nur, daß das Wachsthum der Nerven zwar offenbar ebenfalls dem genannten Gesetze unterworfen ist, aber außerdem noch von zwei Factoren abhängt: erstens wächst der Nerv, wie die Durchschneidungsversuche zeigen, in der Richtung der Innervation, also centrifugal, zweitens, da die Nervencentra in der Tiefe liegen, so wird ein centrifugales Wachsthum auch mehr oder weniger radiär ausfallen, denn der Ort des geringeren Widerstandes ist für eine central gelegene Zelle zunächst die Peripherie. Hiezu kommt noch der weitere Umstand, daß auch die von der Außenwelt ausgehenden Reizungen, welche die Gränzzellenlagen treffen, eine radiäre Richtung haben und seitens der betheiligten Gränzzellen ein radiäres, speciell centripetales Auswachsen veranlassen werden.

Congruenz des Gesammtwachsthums und des Zellwachsthums in Bezug auf die Richtung.

Hiemit glaube ich eine wesentliche Ergänzung zu dem gegeben zu haben, was ich im zehnten Brief über Gewebsdifferenzirung sagte und wir haben zugleich einen wichtigen Einblick dahin gewonnen, daß die Formung der Gewebselemente in einem engen Zusammenhange mit der Formentwicklung des Gesammtkörpers steht, und zwar so, daß *in denjenigen Schichten des Körpers, in welchen das numerische Wachsthum nicht gleichen Schritt mit dem Gesammtwachsthum hält, das trophische Wachsthum die Richtung einschlägt, in welcher das Gesammtwachsthum am stärksten vorschreitet.* Wir werden uns also zunächst mit der Frage beschäftigen, welche Einflüsse verschulden, daß bei den meisten Organismen die ursprüngliche Grundform des Or-

ganischen, die Kugelform, im Laufe der Ontogenese in eine haupt-axige Grundform übergeht.

Richtung des Gesammtwachsthums.

Wir gehen hier natürlich auf den früheren Satz von der Ausdehnung in der Richtung des geringsten Widerstandes zurück und fragen, welche Umstände bedingen, daß ein wachsender Organismus in gewissen Richtungen einen geringeren Widerstand zu überwinden hat, als in einer anderen. Einer der greifbarsten Umstände ist der, wenn ein Organismus auf einer Haftfläche wächst oder ein Organ aus einem Organismus herauswächst, welch' letzterer dann die Rolle der Haftfläche für das Organ übernimmt. Die Grundform, die in diesem Falle entsteht, ist die des ungleichpoligen Hauptaxers, deren einfachster stereometrischer Ausdruck der Kegel ist.

Im Wesentlichen habe ich den Vorgang schon pag. 190 geschildert und gezeigt, daß und warum bei der Anheftung die der Haftfläche gegenüberliegende Stelle der Punkt des geringsten Widerstandes ist und so eine Wachsthumsaxe entsteht, deren einer Pol die Haftfläche, deren anderer ihr vis-à-vis ist. Die Verlängerung des Körpers in dieser Axe ist umso stärker, je mehr die Festigkeit der Gränzzellenschichte das Dickewachsthum hemmt.

Die Haftaxe.

Wenn nun kein weiterer Einfluß in Betracht kommt, so steht diese Hauptaxe, welche ich die Haftaxe nenne, senkrecht zur Haftfläche und ist eine geradlinige, allein dieser Sachverhalt kann durch mehrere Umstände eine Aenderung erfahren. Zuerst stoßen wir auf den morphogenetischen Einfluß, welchen ich den geocentrischen nenne. Die Hauptaxe erfährt nämlich nur dann keine Alteration, wenn sie entweder mit der Richtung der Erdschwere zusammenfällt, oder wenn Gleichheit des specifischen Gewichtes zwischen Medium und Organismus, was nur bei wasserlebenden Organismen möglich ist, die Wirkung der Erdschwere aufhebt. Wo letzteres nicht der Fall ist und die Richtung der Erdschwere die Hauptaxe unter irgend einem Winkel schneidet, so verliert zunächst die Hauptaxe ihre Ge-

Krümmung der Haftaxe.

radlinigkeit, sie wird in eine Curve gezwungen — Stabilität der Haftfläche und Biegsamkeit des Körpers vorausgesetzt. Uebrigens ist das Verhalten nicht ganz einfach, denn die Krümmung ist bald nach oben, bald nach unten concav und das hängt von zweierlei Momenten ab: a) vom specifischen Gewicht; ist, was natürlich wieder nur bei Wasserorganismen möglich, der letztere leichter als Wasser, so erfolgt Krümmung nach aufwärts, im entgegengesetzten Fall, jedoch mit der sogleich zu erwähnenden Einschränkung, nach abwärts; b) vom Grad und der Vertheilung der Gewebsspannung und von der Tragfähigkeit des Körpers.

Hievon ist namentlich die Vertheilung der Gewebsspannung kurz zu besprechen, denn sie bildet einen Theil dessen, was ich die geocentrische Differenzirung der Organismen nenne. Sie tritt namentlich deutlich bei Landpflanzen zu Tage, und hat zur Folge, daß bei wagrechter Lage die Oberflächespannung des Kegelmantels ungleich wird, nämlich oben stärker, unten schwächer. Die Gründe hiefür siehe im Folgenden. Wenn nun diese Differenz zu Gunsten der oberen Seite Kräfte genug erzeugt, um die Last des Gesammtkörpers zu heben, so erfolgt die Krümmung nach aufwärts, die, wie wir schon pag. 189 sahen, bei umgelegten Pflanzenstengeln so weit geht, daß ihre Axe wieder völlig senkrecht zu stehen kommt. Ist dagegen die Last zu groß, so sind die verschiedensten Winkel möglich und endlich auch ein Zustand, bei dem gar keine Krümmung eintritt, wenn nämlich die stärkere Oberflächenspannung eben gerade hinreicht, um der Zugkraft der Erdschwere das Gleichgewicht zu halten. Diese Verhältnisse können besonders schön an den Seitenorganen der Pflanzen und Thiere studirt werden. Zum Schluß muß nur noch angeführt werden, daß in all den Fällen, wo die Hauptaxe durch einen der genannten Umstände gehindert wird, sich parallel dem Erdradius zu stellen, die einaxige Grundform in die doppelaxige oder die des Hauptebners übergeht, und zwar in Folge der geocentrischen Differenzirung, die ich im Folgenden ausführlich erörtern will, weil sie viel ein-

Der Hauptebner.

flußreicher ist, als die Zoomorphologen bisher angenommen haben.

Während im Pflanzenreiche die Haftaxe die Hauptrolle für den Gesammtkörper spielt, sehen wir bei den Thieren dieselbe nur bei den Festgewachsenen Einfluß auf die Gesammtgestalt nehmen, während bei den frei sich entwickelnden ihre Wirkung nur in der Organdifferenzirung zum Ausdruck kommt, denn an deren Stelle ist als formgebend für den Gesammtkörper die geocentrische Axe getreten, durch den Vorgang, welchen ich als geocentrische Differenzirung bezeichnet habe und zwar deshalb, weil die Ursachen, um welche es sich handelt, eine Differenzirung in der Richtung des Erdradius zur Folge haben. Selbstverständlich haben wir es auch hier, wie bei der Haftaxe, mit einer Axe zu thun, deren Pole ungleichnamig sind und die wir vorläufig als oberen und unteren bezeichnen wollen, ehe wir eine bessere Benennung gefunden haben werden; im gewöhnlichen Sprachgebrauch gilt der obere Pol als Rücken, der untere als Bauch des Thieres, wir werden aber später sehen, daß es ganz irrig wäre, die Bezeichnung Bauchpol und Rückenpol anzuwenden.

Die geocentrische Axe.

Die geocentrische Differenzirung.

Zunächst handelt es sich darum, die geocentrische Differenzirung in ihre einzelnen Factoren zu zerlegen.

a) Wirkung der Erdschwere.

In erster Linie steht die Wirkung der Erdschwere, die so folgenreich ist, daß wir sie nachher ganz besonders verfolgen müssen. Hier sollen zunächst nur die Hauptgründe angeführt werden, warum sie von so großem Einfluß auf die Formung des Thierkörpers ist. Der eine Grund ist, daß die Thiere im Ganzen fast nie das gleiche specifische Gewicht haben, wie das Medium, in dem sie leben; jedenfalls ist das Protoplasma für sich allein nicht blos schwerer als Luft, sondern auch schwerer als Wasser. Dies hat zur Folge, daß eine Differenzirung zwischen tragenden und getragenen Körpertheilen in der Richtung der geocentrischen Axe eintreten muß, eine functionelle Differenz, die nothwendig zu einer morphologischen Differenzirung führen muß, einmal

weil differenter Gebrauch Differenzen in Wachsthumsstärke*), Wachsthumsrichtung und Gewebsdifferenzirung hervorruft, und dann weil bei der Weichheit, Verschieblichkeit und Biegsamkeit der Körpertheile die Belastungsunterschiede zu formalen Unterschieden führen müssen. Ein weiterer Angriffspunkt für die Erdschwere ist der Umstand, daß der Thierkörper selbst wieder aus verschiedenen Theilen zusammengesetzt ist, die sich durch verschiedenes specifisches Gewicht und verschiedene Festigkeit unterscheiden. Es muß also durch Einwirkung der Schwere zu Verschiebungen der Theile gegen einander kommen. Am wichtigsten ist in diesem Stück die Verschiebung des Blutes, das, wie die einfachsten Versuche mit Lageveränderungen des eigenen Körpers zeigen, dem Zug der Erdschwere folgen und ein stärkeres Wachsthum am unteren Pol (in Folge ausgiebigerer Nahrungszufuhr) herbeiführen muß. Wir werden diesen Punkt später noch specieller verfolgen. Der dritte Angriffspunkt für die Schwerkraft liegt darin, daß auch das Protoplasma keine homogene Substanz ist, sondern aus Stoffen von differentem specifischem Gewicht zusammengesetzt ist, was bei genügender Dünnflüssigkeit des Protoplasmas zu Verschiebungen im Innern des Protoplasmas selbst führen muß. Auch diesen Punkt müssen wir weiter unten gesondert besprechen.

b) Uebrige Factoren der geocentrischen Differenzirung.

In zweiter Linie steht die Differenz in Beleuchtung, Verdunstung und Abkühlung zwischen oberer und unterer Seite der Körper, denn alle diese Factoren wirken auf der Oberseite anders als an der Unterseite. Uebrigens haben wir jeden dieser Einflüsse noch gesondert zu betrachten.

Die Beleuchtungsdifferenz ist die, welche am allgemeinsten wirkt und namentlich bei den Pflanzen wichtige morphologische Differenzirungen hervorruft. Bei den Thieren ist ihre Wirkung beschränkter; so fällt sie bei Thieren, die ihre ganze Lebenszeit in lichtlosen Räumen zubringen, ganz

*) Jaeger, Ueber Längewachsthum der Knochen: Jenaische Zeitschrift, Bd. V.

weg und unter den übrigen sind viele, deren Eier in lichtlosen Räumen sich entwickeln, wo also eine Beleuchtungsdifferenz nur für spätere Entwicklungsstadien besteht. Von Verdunstung kann natürlich nur bei Luftorganismen die Rede sein und auch bei der Wärme wird die Differenz bei Wasserthieren sehr gering sein, während bei den Luftorganismen die Differenz in den Wärmeverhältnissen darin besteht, daß die Oberseite energischeren und häufigeren Wärmeschwankungen ausgesetzt ist als die Unterseite.

Da wir nachher die Wirkung der Schwerkraft an einem bestimmten Object studiren wollen, so soll die Frage, welche Erscheinungen der geocentrischen Differenzirung den einzelnen der obigen Factoren ihre Entstehung verdanken, zuerst nur für Beleuchtung, Verdunstung und Wärmeschwankung besprochen werden.

Wirkung des Beleuchtungsunterschiedes.

Unter den geocentrischen Wirkungen der Beleuchtungsdifferenz ist die greifbarste die Differenz in der Pigmententwicklung, die bei allen im Licht lebenden Thieren, sofern sie nicht durchsichtig sind, deutlich ausgesprochen ist und meist so, daß die Pigmententwicklung auf der Oberseite energischer ist als auf der Unterseite. Ob die Beleuchtungsdifferenz auch morphologische Wirkungen hat, ist schwierig zu entscheiden, doch spricht eine Reihe von Umständen dafür, daß der Lichtreiz auch als Wachsthumsreiz wirkt und so vielleicht ein Theil der nicht zu bestreitenden Thatsache, daß das numerische Wachsthum auf der Oberseite stärker ist als auf der Unterseite, auf Rechnung der Beleuchtungsdifferenz kommt.

Wirkung des Verdunstungsunterschiedes.

Die Verdunstungsdifferenz läßt sich in ihrer Wirkung übersehen, wenn man den Einfluß der Verdunstung auf den Organismus überhaupt kennt, und darüber möchte ich den Leser an zwei Beispielen aus dem Pflanzenreiche orientiren.

Beispiel aus der Botanik.

Als erstes nehme ich die von den Botanikern so viel ich weiß noch nicht besprochene Erscheinung, daß die jüngsten Blätter einer Pflanze am stärksten wachsen, die ältesten am

langsamsten, resp. gar nicht mehr. Dies scheint mir einfach darauf zu beruhen, daß die jungen Blätter ein größeres Verdunstungsmaß haben als die alten, denn je stärker die Verdunstung, um so stärker der Saftzufluß, von dessen Maß ja das Wachsthum zunächst abhängt.

Differenz zwischen Ober- und Unterseite der Pflanzenblätter.

Das zweite Beispiel ist die Differenz zwischen der Oberseite und der Unterseite solcher Pflanzenblätter, welche dauernd in dieser Orientirung sich befinden. Ein Blattquerschnitt belehrt uns darüber, daß das numerische Wachsthum auf der Oberseite ganz entschieden stärker ist, als an der Unterseite, denn in ersterer liegen die Zellen lückenlos aneinander, während die Lagen an der Unterseite von einem Netzwerk von Intercellulargängen durchzogen sind und die Cuticula Spaltöffnungen zeigt. Dieser Umstand spricht einmal dafür, daß stärkere Verdunstung die Energie des numerischen Wachsthums steigert, obwohl hier auch entschieden die Beleuchtungsdifferenz mitwirkt, worauf ich schon oben hinwies. Was mir aber wesentliche Folge der Verdunstungsdifferenz zu sein scheint, ist das Auftreten der Intercellulargänge in den unteren Lagen des Chlorophyllparenchyms und zwar so: Wenn das numerische Wachsthum von der Oberfläche nach der Unterseite an Intensivität abnimmt, so müßte das Blatt, falls auch in den unteren Lagen die Zellen fest aneinander kleben bleiben würden, sich nach abwärts rollen. Dem wirkt nun die Verdunstung entgegen, indem auf der stärker verdunstenden Blattoberfläche eine stärkere Oberflächenspannung entsteht als auf der Unterseite. Dies ist die Kraft, welche die Rollung verhindert, indem sie die Zellen der unteren Lagen auseinanderzerrt, d. h. die Bildung der Intercellulargänge und Spaltöffnungen erzwingt. Erleichtert wird letzteres dadurch, daß die geringere Verdunstung an der Unterseite dem festeren Verkleben der Zellen entgegenwirkt.

Einfluß des Verdunstungsunterschiedes auf die Thiere.

Wenden wir uns zu den Thieren, so liegt einmal auf der Hand, daß die Verdunstung aspirirend auf den Säftezufluß wirken muß, wenn sie auch hier für die Säftecircula-

tion nicht die souveräne Rolle spielt wie bei den Pflanzen, und so dürfen wir eine Einwirkung der Verdunstung auf das numerische Wachsthum vermuthen und der Verdunstungsdifferenz einen Antheil an der Thatsache geben, daß bei den Thieren das numerische Wachsthum oben häufig entschieden stärker ist als unten. Auch auf die Vertheilung der oberflächlichen Gewebsspannung ist die Verdunstungsdifferenz sogar auch beim Thier von Einfluß, dafür spricht z. B. die Thatsache, daß die Haut des Rückens bei den Luftthieren entschieden fester und derber ist als die der Bauchseite und daß dies in's Gegentheil verwandelt wird, wenn, wie bei den Insecten, durch die Flügeldecken ein Theil der Rückenhaut bedeckt und so gegen Verdunstung geschützt wird. Einen tiefer gehenden Einfluß scheint jedoch die Verdunstungsdifferenz beim Thiere nicht zu haben.

Wirkung des Wärmeunterschiedes.

Auch der Unterschied in den Wärmeschwankungen scheint sich auf die Differenzirung der oberflächlichen Schichten des Thierkörpers zu beschränken. Daß er einen Antheil an der Differenz des numerischen Wachsthums in Epidermis und Lederhaut hat, geht aus den Untersuchungen Dönhoff's*) hervor. Derselbe constatirte, daß die Thiere im Winter nicht blos einen dichteren Haarpelz haben, sondern auch eine dickere, dichtere und schwerere, zur Lederbereitung besser taugliche Haut. Wir dürfen also die Thatsache, daß bei den Säugethieren die Lederhaut des Rückens derber und dicker und mit zahlreicheren und längeren Haaren besetzt ist, als die Bauchhaut, mit auf Rechnung der thermischen Differenz zwischen oben und unten setzen.

Verhalten der Haftaxe und der geocentrischen Axe.

Indem ich die Betrachtung der tief in die Ontogenese des Thierkörpers eingreifenden Wirkung der Erdschwere für einen besonderen Brief aufspare, sei hier zum Schluß nur noch das Verhalten der beiden im Bisherigen geschilderten Hauptaxen des Thierkörpers zu einander kurz erwähnt, wenn sie in einem und demselben Körper zugleich auftreten.

---

*) Archiv von Anotom. und Physiol. 1875 pag. 46.

Hiebei sind zwei Fälle möglich: laufen beide Axen parallel, so kommt nur eine einzige zum Ausdruck und ein solcher Organismus oder ein solches Organ wird ein einaxiger Hauptaxer mit ungleichnamigen Polen sein, d. h. seine Körpermasse wird rund um diese Hauptaxe gleichgewichtig vertheilt sein. Schneiden sie sich dagegen unter irgend einem Winkel, so ist durch die beiden Axen eine Ebene gebildet, die ich vorläufig nach Häckel die Hauptebene nenne, weil sie den Körper in zwei gleichgewichtige Hälften zertheilt, vorausgesetzt, daß nicht noch eine dritte ungleichpolige Axe hinzutritt. Häckel nennt solche Organismen Hauptebner. Wir werden übrigens im folgenden Briefe sehen, daß ein Hauptebner auch anders als durch die Concurrenz von Haftaxe und geocentrischer Axe entstehen kann.

Stuttgart, Dezember 1875.

Sechzehnter Brief.

Die geocentrische Differenzirung und das Neurulastadium.

Im vorigen Briefe wurde kurz geschildert, daß die Erdschwere drei Angriffspunkte hat, um auf die Formung eines sich entwickelnden Thieres zu wirken. Von diesen drei Punkten ist unstreitig der folgenschwerste derjenige, welchen ich dort zuletzt anführte, nämlich die Sonderung der Bestandtheile des Keimprotoplasmas nach ihrem specifischen Gewicht und merkwürdiger Weise: trotzdem, daß viele Embryologen die in Betracht kommenden Thatsachen ganz wohl gesehen und geschildert haben, ist es keinem eingefallen, die Bedeutung derselben für die wichtigsten Fragen der jetzigen Forschung über Entwicklung in's Auge zu fassen.

Geocentrische Differenzirung der Eier.

Die Thatsache, um die es sich handelt, ist, daß die Dotterkugel des Eies wahrscheinlich sämmtlicher Multicellulaten bereits vor Beginn der Entwicklung ganz entschieden eine geocentrische Differenzirung besitzt, d. h. auf der einen Seite entschieden specifisch leichter ist als auf einer entgegengesetzten, so daß sie, sobald sie in einer Flüssigkeit suspendirt ist, stets die gleiche Seite d. h. die leichtere dem Beschauer zuwendet. Diese Thatsache ist für die Promorphogenesis um so wichtiger, als, so weit mir bekannt, bei allen Thiereiern die Dotterkugel thatsächlich in einer Flüssigkeit so suspendirt ist, daß sie bei allen Lageveränderungen des Eies ungehindert dieser Differenz im specifischen Gewicht folgen kann. Bei den großen meroblastischen Dotterkugeln der Sauropsideneier (Vögel und Reptilien) wird es durch die dünn-

flüssigen Eiweißhüllen ermöglicht, daß in jeder Lage des Eies der Keimfleck in kurzer Zeit seine Stellung im Zenith wieder gewinnt. Bei den kleindotterigen Eiern der übrigen Thiere berichten fast alle Beobachter von einer der Dotterfurchung vorausgehenden Contraction des Dotters, wodurch zwischen Chorion und Dotterkugel eine Flüssigkeitsschichte erzeugt wird, welche der letzteren gestattet, ganz unabhängig von jeder Lageveränderung des Eies stets die gleiche, d. h. die leichtere Seite nach oben zu drehen.

Ursache derselben.

Ehe wir uns mit den Folgen dieser geocentrischen Differenzirung beschäftigen, müssen wir uns nach deren Ursache umsehen. Hier ist die Thatsache von maßgebender Bedeutung, daß es sich um einen polaren Gegensatz in dem specifischen Gewicht handelt. Bei Eiern, die größere Mengen von Pigment enthalten, z. B. den Eiern unserer Amphibien, entspricht diesem Unterschied auch noch eine sichtbare Differenz in der Art, daß das Pigment, das anfangs gleichmäßig im ganzen Dotter vertheilt war, sich später vorzugsweise in der oberen Hälfte der Kugel sammelt, so daß die untere Seite lichter ist als die obere. Bei den Vögel- und Reptilieneiern gehört der mindergefärbte weiße Dotter stets der oberen Hemisphäre, der stärker gefärbte gelbe Dotter der unteren Hemisphäre an. Ferner nehmen in Eiern, deren Dotter größere Fetttropfen enthält (viele Fischeier), diese Tropfen stets eine feste Stellung in der oberen Hemisphäre an.

Im Gegensatz hiezu findet man, daß die sogenannten Dotterkörner und Dottertäfelchen, die wohl aus Vitellin, Emydin, Ichthydin ꝛc. bestehen, vorzugsweise in der unteren Hemisphäre sich ansammeln, so daß dieselbe bei Eiern, die kein Pigment, das offenbar zu den specifisch leichteren Protoplasmaeinlagerungen gehört, enthalten, undurchsichtiger ist als die obere Hemisphäre. Diese eigenthümliche Vertheilung der Bestandtheile des Keimprotoplasmas ist offenbar die Ursache der geocentrischen Differenzirung des Eies, die ja nur darauf beruhen kann, daß die eine Hälfte des Eies specifisch leichtere Stoffe enthält als die andere. Nicht minder klar ist,

daß diese Sortirung der Keimprotoplasmabestandtheile eine Wirkung der Erdschwere ist. Warum gerade das Keimprotoplasma im Gegensatz zu dem differenzirten Protoplasma erwachsener Thiere, von dem ja nichts über eine geocentrische Differenzirung bekannt ist, die Erscheinung zeigt, hat offenbar drei Gründe. Der Hauptgrund ist der größere Wassergehalt des Keimprotoplasmas, für welchen ich pag. 353 zwar keine directen aber doch sprechende indirecte Beweise beigebracht habe. Wegen seines hohen Wassergehaltes verhält es sich wie eine Flüssigkeit, in welcher sich bei ruhigem Stehen die darin suspendirten Theile genau in der Ordnung ihres specifischen Gewichtes geocentrisch differenziren. Mit der Bemerkung „bei ruhigem Stehen" ist auch der zweite Grund angedeutet. Wir haben pag. 358 gesehen, daß eine charakteristische Eigenthümlichkeit des Eiprotoplasmas seine geringe Contractilität ist und darin liegt die Bedingung für die Ruhe, von der die geocentrische Differenzirung nach dem specifischen Gewicht abhängig ist. Ich werde weiter unten auf diesen höchst wichtigen Punkt noch einmal zurückkommen. Als einen dritten Grund will ich noch die bedeutende Größe der Eizellen gegenüber den meisten übrigen isodiametrischen Zellen des Körpers anführen und zwar deßhalb: Je größer der Weg ist, den ein Protoplasmakorn in der Richtung der geocentrischen Differenzirung zurücklegen kann, um so geringer ist die Wahrscheinlichkeit, daß eine vorübergehende leichte Bewegung des Protoplasmas den Differenzirungsproceß ernstlich gefährden kann.

Einfluß des Wassergehaltes und der Ruhe.

Zum Verständniß der Folgen, welche die geocentrische Differenzirung des Keimprotoplasmas nach sich zieht, müssen wir uns vor Augen halten, daß der Dotter eines Eies ein Gemenge aus zweierlei Elementen von sehr verschiedener morphogenetischer Bedeutung ist. Die active Rolle bei der Entwicklung spielt die Grundsubstanz des Dotters, das eigentliche lebendige Protoplasma. Dem gegenüber kommt den Dotterkörner, Fettkügelchen ɀc. eine passive Rolle zu, sie sind bloßes Nahrungsmaterial. Es ist das der von den Em-

Sonderung von Bildungsdotter und Nahrungsdotter.

bryologen schon längst hervorgehobene Gegensatz von Bildungsdotter und Nahrungsdotter, ein Gegensatz, der, wie gleichfalls jetzt von mehreren Forschern ausgesprochen worden ist, nicht blos für die meroblastischen Eier, sondern auch für die holoblastischen, also für alle Eier gilt. Bei der morphogenetischen Wirkung der geocentrischen Differenzirung handelt es sich nun darum, wohin der Bildungsdotter verlegt wird, denn da von ihm die Wachsthumserscheinungen, die zur Entwicklung der Form führen, ausgehen, so ist damit die Position des Wachsthumsmittelpunktes gegeben.

Concurrenz der concentrischen Differenzirung des Dotters.

Für die Beurtheilung dieser Frage ist jedoch die geocentrische Differenzirung nicht allein maßgebend, sondern auch noch die concurrirende concentrische Differenzirung. Wie sich besonders schön bei der Entwicklung der Artikulaten zeigt (siehe pag. 196), besteht die concentrische Differenzirung darin, daß der Bildungsdotter an die Oberfläche, der Nahrungsdotter in's Innere der Eikugel verschoben wird, also ersterer centrifugal, d. h. den Reizen der Außenwelt sich entgegenbewegt. Die geocentrische Differenzirung hat nun zur Folge, daß der Bildungsdotter an einem bestimmten Punkte der Oberfläche sich stärker ansammelt, als an einem entgegengesetzten. Hier sind aber zwei Fälle nicht blos denkbar, sondern auch thatsächlich beobachtet.

Zwei Fälle der geocentrischen Differenzirung möglich.

Der erste Fall ergibt sich, wenn der Nahrungsdotter specifisch schwerer ist, als der Bildungsdotter; dann findet die Ansammlung des Letzteren am geocentrifugalen Pol statt. Dieser Fall ist offenbar der häufigste. Das umgekehrte, d. h. die Ansammlung des Bildungsdotters am geocentripetalen Pol muß eintreten, wenn der Nahrungsdotter im Ganzen specifisch leichter ist, als der Bildungsdotter, und das wird der Fall sein, wenn er vorzugsweise aus Fett besteht. Ein solcher Fall ist kürzlich von Häckel*) bei einer Gadoidenart, derselben, deren Gastrulabildung ich pag. 296 wiedergab, beschrieben worden. Häckel sagt:

*) Gasträatheorie pag. 95.

„Den größten Theil des Innenraumes erfüllt der Nahrungsdotter, welcher aus zwei völlig getrennten Theilen besteht, einer großen wasserhellen Eiweißkugel und einer kleinen glänzenden Fettkugel. Da die Fettkugel der specifisch leichteste Theil des Eies ist, so ist sie an dem schwimmenden Ei stets nach oben gekehrt, während der kleine am entgegengesetzten Pole der Eiaxe befindliche Bildungsdotter nach unten gekehrt ist." Es geht daraus hervor, daß die Figuren 53 A, B und C. eigentlich umgekehrt werden müssen, um die natürliche Lage wiederzugeben.

Animaler und vegetativer Pol.

Aus dem Gesagten ist klar, daß eine morphogenetische Bezeichnung der beiden Pole der geocentrischen Axe nicht aus ihrer Position zum Erdmittelpunkt entnommen werden darf, sondern darnach, daß sich an einem der Bildungsdotter, am andern der Nahrungsdotter ansammelt, dem ersteren gebe ich also jetzt den Namen activer oder animaler Pol, den letzteren nenne ich den passiven oder vegetativen Pol.

Mit dieser geocentrischen Differenzirung ist natürlich das rein kugelschalige Fortwachsen des Keimes zur Unmöglichkeit geworden; so lange die Embryonalzellen noch sehr verschieblich sind, wird es noch gehen, allein sobald mit Abnahme ihres Wassergehaltes ihre Verschieblichkeit abnimmt, muß der polare Gegensatz der Wachsthumsintensität durch Abweichung von der Kugelgestalt zum formalen Ausdruck kommen und zwar in der weiter unten zu besprechenden Weise und wir sind zu dem Resultat gelangt, daß die Schwerkraft der Zeit nach die erste und wie später gezeigt werden soll, auch dem Rang nach die erste morphogenetische Kraft bei der Ontogenese ist.

Nahrungsdotter gleich Hemmungsmaterial.

Zuvor müssen wir jedoch noch einen Blick rückwärts thun und zwar unter Anknüpfung an das, was ich an verschiedenen Stellen der früheren Briefe über die verschiedene Bedeutung der Protoplasmakörner gesagt habe, daß nämlich die Eiweißkörner eine activphysiologische Rolle spielen, während anderartige Körner wie Fettkörner und nach dem eben

Gesagten auch die aus Vitellin ꝛc. bestehenden Dotterkörner passiv genannt, d. h. als **Hemmungsmaterial** bezeichnet werden müssen. Ich sage jetzt so: So lange die passiven Dotterkörner gleichmäßig im Keimprotoplasma vertheilt sind, hemmen sie die activen Eigenschaften des Keimprotoplasmas und der Eintritt der Entwicklung ist davon abhängig, daß das letztere sich an bestimmten Stellen von diesem Hemmungsmaterial befreit, davon gereinigt wird. Dies geschieht zuerst durch eine **concentrische Differenzirung**, die ich auf Rechnung einer Veränderung des Mediums setze und dann durch die **geocentrische Differenzirung**. Daraus geht hervor, daß **diese Differenzirungen unter die wichtigsten Entwicklungsursachen** gehören, was wir uns genauer besehen müssen.

Die Differenzirung von Bildungs- und Nahrungsdotter ist allgemeinste Entwicklungsursache.

Um die Bedeutung derselben zu verstehen, muß ich einige bisher noch nicht aufgeklärte Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte anführen, für die meiner Ansicht nach in obigem die Lösung gefunden ist. Dahin gehört in erster Linie die Thatsache, daß auch **ohne den Befruchtungsanstoß** die Eier der meisten bisher embryologisch untersuchten Thiere eine gewisse Entwicklung und zwar öfters eine ziemliche Strecke derselben durchlaufen, ehe sie absterben, ich betrachte dieß als Wirkung der genannten Differenzirungen des Dotters.

Parthenogenesis.

Die zweite Thatsache ist die **Parthenogenesis**, für diese hat es uns bisher an jedem Entwicklungsanstoß gefehlt und der ist jetzt mit Obigem gegeben. Bei der Parthenogenesis handelt es sich nämlich um folgendes Räthsel. Wenn diejenigen Embryonalzellen, welche das parthenogenetische Ei bilden, die Fähigkeit haben, sich ohne Befruchtung zu einem Individuum zu entwickeln, warum thun sie das nicht sofort, wenn sie sich von den ontogenetischen Embryonalzellen abgeschieden haben? warum geben sie nicht sofort einen Embryo, wie es die losgelösten Zellen in den Cercarienammen thun? warum verhalten sie sich vielmehr eine Zeitlang latent und beginnen den ontogenetischen Proceß erst in einem gegebenen Moment? das erkläre ich jetzt so: In der ersten Zeit ihrer Abscheidung

mangeln die Bedingungen für die concentrische und geocentrische Differenzirung, die, wie wir oben sahen, von zweierlei Natur sind. Einmal innerlicher: sie erfordern einen höheren Grad von Wassergehalt und eine bedeutendere Größe der Dotterkugel; dann äußerlicher Natur: es sind Reizungen seitens der umgebenden Medien nöthig, die erst eintreten mit Aenderung des Mediums, wie sie die Ausstoßung der Eier aus ihren Bildungsheerden entweder ganz nach außen oder in Fruchthälter hervorbringt. Damit glaube ich der Parthenogenesis, die bisher immer noch etwas Anomales an sich hatte, den vollen natürlichen Platz in der Zeugungs- und Entwicklungslehre eingeräumt, und das, was ich schon pag. 138 über sie sagte, ergänzt zu haben.

Vernichtender Einfluß der Rüttlung auf Eier.

Eine dritte, bisher ebenfalls noch nicht aufgeklärte und von der Entwicklungstheorie ganz und gar unbeachtet gebliebene, den praktischen Züchtern von Hühnern, Fischen rc. längst bekannte Thatsache ist der vernichtende Einfluß, den rüttelnde mechanische Bewegungen auf die Eier ausüben. Ich habe schon früher gesagt, eine Theorie, welche irgend einen wichtigen von der Detailforschung ermittelten Umstand außer Betracht läßt oder gar in Widerspruch mit ihm steht, ist falsch oder werthlos. Gerade so wie eine Protoplasmatheorie wirklich werthlos ist, welche den bekannten chemischen Differenzen in der Zusammensetzung der Thierkörper keine ebenbürtige Stelle einräumt, so ist auch eine Entwicklungstheorie werthlos, welche einen so wichtigen Umstand wie den vernichtenden Einfluß der mechanischen Erschütterung auf das Ei ignorirt. Den erklärt nun meine Entwicklungstheorie vollständig: es wird dadurch die geocentrische und wahrscheinlich auch die concentrische Differenzirung des Dotters gehemmt oder aufgehoben.

So kommen wir zu dem Schluß, daß die Befruchtung weder die einzige, noch die allgemeinste Entwicklungsursache ist, sondern ich sage: die concentrische und die geocentrische Differenzirung des Dotters durch die Erdschwere sind nicht blos ebenso nöthig, sondern sie sind

auch die allgemeinsten Entwicklungsursachen, die in manchen Fällen (Parthenogenesis) völlig ausreichen, aber in der Mehrzahl der Fälle durch die Wirkung der Befruchtung unterstützt werden müssen.

Aehnlichkeit von Befruchtung und Dotterdifferenzirung.

Nach dem Satz, „gleiche Wirkungen lassen auf ähnliche Ursachen schließen" wird der Leser billigerweise die Frage aufwerfen, in wiefern der durch obige Differenzirungen gegebene Einfluß Aehnlichkeit mit dem der Befruchtung habe. Diese Aehnlichkeit liegt nach dem Obigen auf platter Hand. Die Entwicklung beruht auf Bewegungen des Protoplasmas. Das Resultat einer Bewegung wird stets durch zwei Factoren bestimmt, erstens die Stärke der bewegenden Kraft, zweitens das Maß der Widerstände, welche die Bewegung hemmen. Nun weist alles darauf hin, daß die Befruchtung die Bewegungsenergie des Protoplasmas steigert, während wir die Wirkung der concentrischen und geocentrischen Differenzirung darin fanden, daß sie aus bestimmten Theilen der Dotterkugeln die bewegungshemmenden Dotterbestandtheile entfernt. Die Aehnlichkeit beider Ursachen besteht also darin, daß beide von förderlichem Einfluß auf die zur Entwicklung führenden Protoplasmabewegungen sind.

Differenzirung der Geschlechtszellen.

Damit gewinnen wir auch einen weiteren Einblick in den pag. 268 beschriebenen Differenzirungsproceß der weiblichen Geschlechtszellen d. h. eine Antwort auf die Frage: warum entwickeln sich die zur Herstellung der Keimdrüsen, beziehungsweise der Eier, aus der Ontogenese ausgeschalteten Embryonalzellen nicht sofort zu neuen Individuen, sondern gehen in eine Art latenten Lebens über, aus dessen Schlummer sie erst durch neue Anstöße geweckt werden müssen? Die Antwort ist dieselbe, die ich oben für die Parthenogenesis gab: Abgesehen von der Abkapslung gegenüber den differenzirenden und zu Bewegungen reizenden Einflüssen der äußeren Umgebung, wird ihr Protoplasma mit bewegungshemmenden Dotterkörnern imprägnirt — gemästet wie ich pag. 269 sagte. Nebstbei mache ich darauf aufmerksam, daß die hier be-

sprochenen Thatsachen ein weiterer Beweis für meine Protoplasmatheorie sind.

Animaler Pol als Wachsthumsmittelpunkt.

Eine unmittelbare Consequenz der eben besprochenen physiologischen Wirkung der geocentrischen Differenzirung ist deren morphologische auf die Massenvertheilung und Gewebsdifferenzirung des sich entwickelnden Keimes. Sie läßt sich kurz dahin präzisiren: Indem der animale Pol der geocentrischen Axe der Heerd des intensivsten numerischen Wachsthums, d. h. ein Wachsthumsmittelpunkt geworden ist, beherrscht diese Axe die Massevertheilung des Körpers schon im allerersten Beginn der Entwicklung, ehe irgend ein anderer morphogenetischer Einfluß zur Geltung kommen kann und bestimmt deßhalb in allererster Linie die Grundform, welche der Keim im Laufe der Ontogenese annimmt.

Um dieß zu verstehen müssen wir zuerst in's Auge fassen, daß von einem solchen Wachsthumsmittelpunkt eine Expansion ausgeht, welche auf alle die expolar liegenden Theile seitlich verschiebend wirkt. Sobald die Widerstände in den diesen Pol umgebenden Parallelkreisen auf allen Meridianen ganz gleich sind, muß diese vom Centrum ausgehende Expansion zu einer regelmäßigen circularen Vertheilung der Körpermasse rund um diesen Pol führen, sind dagegen die Widerstände auf bestimmten Meridianen ungleich groß, wovon weiter unten gesprochen werden wird, so resultirt eine Gestalt für die Embryonalscheibe, welche eine Resultante ist der von dem Wachsthumsmittelpunkt ausgehenden seitlich wirkenden Expansivkraft und der ihr begegnenden in den Gewebsspannungen wurzelnden Hindernisse. Unter diesen Factoren ist die Expansion des Wachsthumsmittelpunktes der active, die Gewebsspannung der passive Theil und deßhalb sagen wir mit Recht, der genannte Pol beherrsche die Massevertheilung des Körpers. Wir müssen übrigens die Sache noch etwas genauer betrachten.

Die Faltungen des Embryo.

So lange die Embryonalzellen sich noch leicht aneinander verschieben lassen, werden sie sich auf der Dotterkugel beziehungsweise auf dem langsamer sich furchenden Theil der

Embryonalzellen ausbreiten und dieselben umwachsen oder wie bei der Gastrulabildung, die pag. 295 abgebildet ist, wird der am animalen Pol gebildete Theil der Embryonalzellen durch sein stärkeres Wachsthum die Einstülpung der vegetativen Hälfte zum Entoderm erzwingen. Ist dagegen einmal die Dotterkugel umwachsen oder die Gastrula so weit fertig, daß sie wieder eine völlige Blase ist, so muß das stärkere numerische Wachsthum am animalen Pol den Anstoß zu einer Faltenbildung geben.

Eine andere Ursache, warum es zu Faltungen kommen muß, ist folgende. Wir haben die Thatsache constatirt, daß der Reifungsproceß des Protoplasmas bei der Ontogenese mit einer Abnahme des Wassergehalts verbunden ist und ich will als weiteren Beweis für die Thatsache, daß junge Zellen wasserhaltiger sind als ältere, noch anführen, daß die Vertheilung der Blutkörperchen bei der Gerinnung zeigt, die farblosen Blutkörperchen seien specifisch leichter als die aus ihnen entstandenen, also älteren gefärbten. Eine Consequenz des geringeren Wassergehalts ist eine größere Adhäsivität, also geringere Verschieblichkeit. Wenn nun auch Anfangs die expolar liegenden Zellen dem vom animalen Pol ausgehenden Wachsthumsdruck willig folgen und ausweichen, so wird später ein Zeitpunkt eintreten, in dem dieß nicht mehr geht und jetzt müssen Faltungen in der Keimscheibe auftreten, die den Wachsthumsmittelpunkt auch zum formalen Mittelpunkt haben.

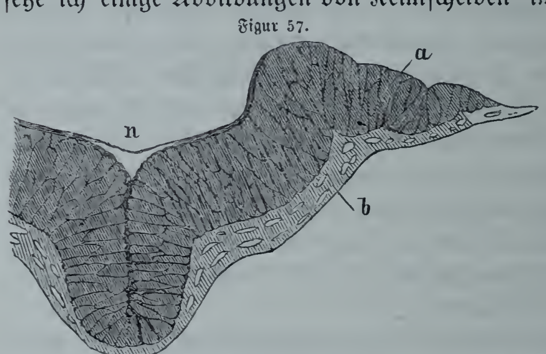
Eine dritte Ursache, die zur Faltenbildung führen muß, ist folgende. Je weiter eine den Pol ringförmig umgebende Zelllage expolar verdrängt wird, um so größer wird der Kreis, den sie mit ihrem numerischen Wachsthum auszufüllen hat. Umgekehrt, je näher ein Zellenkreis dem Pol liegt, um so kleiner ist der Raum, auf welchem er die Producte des numerischen Wachsthums entfalten kann und genau im Pol ist dieses Mißverhältniß zwischen verfügbarem Raum und unterzubringenden Embryonalzellen am größten.

Die Neuralfalte.

Wir haben also in einer Embryonalscheibe einen Gegen-

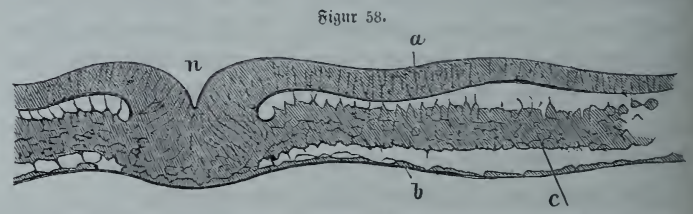
satz von Peripherie und Centrum, der sich so ausdrücken läßt: das Centrum sucht sich auszudehnen, während die Peripherie diesem Bestreben ein Hinderniß entgegensetzt. Wenn His sich ausdrückt: die Embryonalzellen drängen sich nach der Mitte zusammen, so gilt dieß nur für die Mesodermzellen, wie wir später sehen werden, nicht aber für die bei Bildung der ersten Faltungen allein betheiligten Exodermzellen, für sie muß es heißen: die in der Mitte entstehenden Zellen werden durch die von der Peripherie ausgehende Gewebsspannung verhindert sich flächenhaft zu entfalten, sie müssen sehen wie sie sich an Ort und Stelle häuslich niederlassen und das führt mit mathematischer Nothwendigkeit zuerst zu einer Dickezunahme der Keimscheibe im Mittelpunkt und wenn die Verschieblichkeit der Zellen an einander abnimmt, so muß genau im Centrum eine Falte auftreten. Um dem minder eingeweihten Leser die Sache verständlicher zu machen, setze ich einige Abbildungen von Keimscheiben im Querschnitt nach His bei. Fig. 57 ist der Querschnitt durch einen achttägigen Lachskeim, Figur 58 der durch die Keimscheibe des Hühnchens nach 26stün-

Figur 57.



Keimscheibenquerschnitt der Lachsembryo nach His. a) Exoderm mit der Neuralfalte n, b) Entoderm und Mesoderm zusammen.

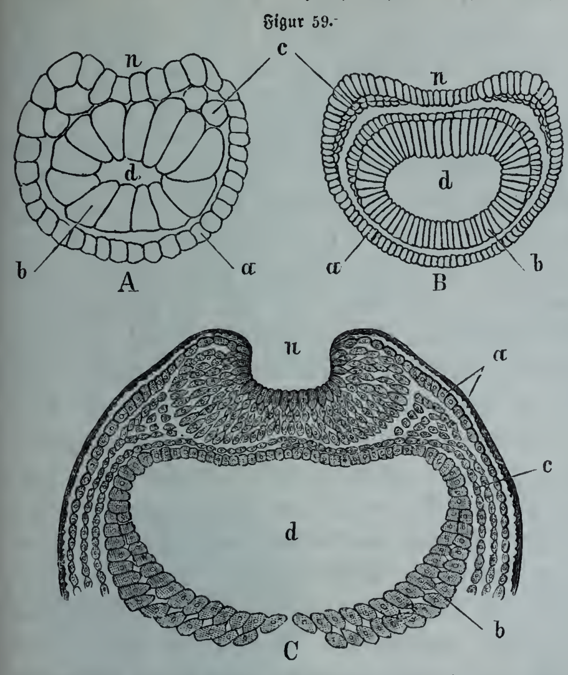
Figur 58.



Keimscheibenquerschnitt vom Hühnchen nach His. a) Exoderm mit der Neuralfalte n, b) Entoderm c) Mesoderm.

diger Bebrütung. Zum Beweis, daß auch bei den holoblaſtiſchen Eiern das Gleiche ſtattfindet, habe ich in Figur 59 die Querſchnitte der Keime von 3erlei Thieren zuſammengeſtellt: A iſt der Querſchnitt eines Aſcidienembryos, B der vom Lanzettfiſchchen, C der von der Unke. Bei A und B iſt die mit n bezeichnete Falte noch ſehr ſeicht. Ich nenne nun dieſe centralgelegene Falte die **Neuralfalte**, weil das ſie zuſammenſetzende Zellmaterial zum Centrum des Nervenſyſtems wird, poſitiv iſt dieß wenigſtens für die Wirbelthiere, die Aſcidien und Rippenquallen nachgewieſen und für die übrigen Darmthiere dürften weitere Unterſuchungen gleichfalls die Exiſtenz einer Neuralfalte ergeben, wovon ſpäter.

Figur 59.



A) Querſchnitt durch die Neurula einer Aſcidie. B) Querſchnitt durch die Neurula des Lanzettfiſchchens nach Kowalewsky. C) Querſchnitt durch die Neurula der Unke nach Götte a) Exoderm bei n die Neuralfalte bildend b) Entoderm c) Meſoderm d) Darmhöhle.

Das Neurula-ſtadium.

Ehe ich den Vorgang der geocentriſchen Differenzirung weiter verfolge, müſſen wir dieſes Stadium der Keimesgeſchichte, das durch das Auftreten der Neuralfalte gegeben iſt, etwas näher in's Auge faſſen. Häckel hat ſich ein großes formelles Verdienſt um die Entwicklungsgeſchichte erworben, indem er für einige der erſten Stadien der Ontogeneſe hand-

liche technische Ausdrücke schuf, wie Morula, Blastula, Planula, Gastrula. Ich glaube deßhalb auf diesem Weg noch einen Schritt weiter thun zu sollen, indem ich das Entwicklungsstadium, in welchem sich am animalen Pol der geocentrischen Axe eine Neuralfalte gebildet hat, als Neurula bezeichne. Es empfiehlt sich das umsomehr als dieses Stadium, wie ich oben sagte, wahrscheinlich allen Darmthieren zukommt. Weiter empfiehlt sich diese Benennung wegen der unleugbaren Homologie zwischen der Gastrula- und Neurulabildung, auf die meines Wissens noch niemand aufmerksam gemacht hat. Offenbar sind auch die mechanischen Momente ganz ähnlich, nämlich ein Mißverhältniß zwischen dem Wachsthum der Wandung und dem des Inhalts und die Differenz im Wachsthum zwischen den einzelnen Abschnitten der Wandung oder um den von His vorgeschlagenen Ausdruck zu gebrauchen: Neurula- und Gastrulabildung sind zurückzuführen auf das Princip des ungleichen Wachsthums; oder wie ich mich ausdrücken will, sie sind beide Folgen der geocentrischen Differenzirung: die Gastralfalte erhebt sich am vegetativen Pol in Folge der vom animalen Pol ausgehenden Verschiebung gegen den vegetativen Pol, die, so lange die Embryonalzellen noch sehr verschieblich sind, über den Aequator des Eies beziehungsweise der Keimscheibe hinüber greift und so am vegetativen Pol zur formalen Wirkung gelangen kann. Später, wenn die Verschieblichkeit der Zellen geringer geworden ist, bleibt die Wirkung des vom animalen Pol ausgehenden Druckes auf die animale Hemisphäre beschränkt und jetzt schlägt dieselbe auf den entgegengesetzten, d. h. den animalen Pol um, wodurch dort die Neuralfalte entsteht.

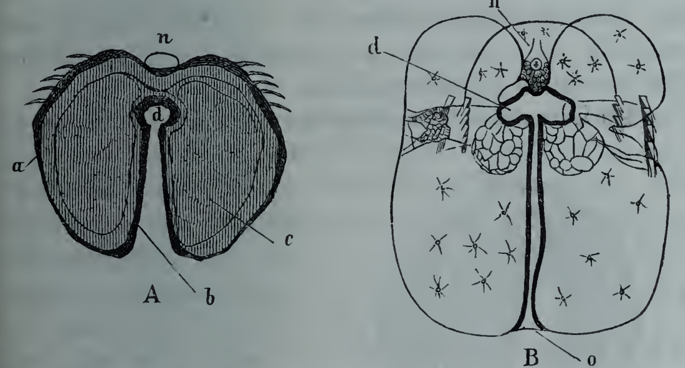
Wie uns ein Blick auf die bis jetzt bekannten Neurulastadien zeigt, präsentiren sie sich in ähnlicher Weise verschieden, wie dieß Häckel in seiner Gasträatheorie für die Gastrulastadien nachgewiesen hat und diese Verschiedenheiten sind für das Verständniß von Phylogenese und Ontogenese so wichtig, daß ich das Neurulastadium der Aufmerksamkeit

der vergleichenden Embryologen ebenso dringend empfehlen möchte, wie es Häckel für seine Gastrula gethan hat, deßhalb will ich etwas länger dabei verweilen und, so weit dieß möglich, an die Häckel'sche Arbeit über die verschiedenen Gastrulaformen anknüpfen.

Die Orthoneurula der Rippenquallen.

Die einfachste reinste Form der Gastrula nennt Häckel Archigastrula. In gleicher Weise kann auch bei der Neurulabildung eine einfachste Archineurula namhaft gemacht werden, der ich jedoch lieber den Namen Orthoneurula gebe und zwar deshalb, weil hier die Neuralfalte der Gastralfalte genau diametral gegenüber auftritt. Diese Neurulaform scheint auf eine einzige Thierabtheilung, auf die Rippenquallen, beschränkt zu sein und ein Bild von ihr gibt Fig. 60 A und B nach Kowalewsky. Dadurch wer-

Figur 60.



A) Neurula einer Rippenqualle (Eucharis) im senkrechten Durchschnitt a) Exoderm, das bei n sich zur Bildnng der Neuralfalte einsenkt b) Entoderm die Gastralfalte bildend c) Mesoderm d) Darmhöhle. B) dasselbe Thier in reiferem Zustand, die Neuralfalte ist zu dem mit n bezeichneten Otolithsäckchen sammt Ganglion geworden, der Eingang der Gastralfalte o ist der Mund des Thieres (nach Kowalewsky).

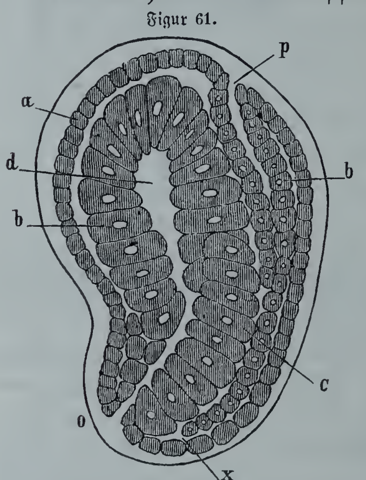
den die bisher von den Forschern auf dem Gebiet der Phylogenese so vernachlässigten Rippenquallen in ein ganz anderes Licht gesetzt. Sie sind jetzt ganz entschieden dem Verdachte ausgesetzt, die Wurzel für den ganzen Stammbaum der Enteraten oder wenigstens derjenigen Enteraten zu sein, welche in ihrer Ontogenese ein wohlausgesprochenes Neurulastadium zeigen. Sie

verdienen also ebenso den Namen Protoneuraeaden wie Häckel's Gastrophysema eine „Protogastraea" ist und die Tunikaten „Protochordaeaden" sind. Jedenfalls dürfte es jetzt nicht mehr gerechtfertigt sein, die Rippenquallen, so wie dies bisher von allen Systematikern geschah, als Anhängsel der Coelenteraten zu betrachten, sie sind in die gerade aufsteigende Linie der Organisationsstufen als eine neue, höchst wichtige und folgenreiche Etappe einzufügen, für welche ich den Namen Protoneuraeaden vorschlage, weil sie zeitlebens die einfachste Form einer Neurula behalten. Ihre Neuralfalte bleibt nämlich auf der niedersten Entwicklungsstufe stehen, sie wird zu einem einzigen, das Otolithbläschen umschließenden Ganglion (siehe Figur 60, B. n.). Es erklärt sich aus dem diametralen Gegenüberliegen der beiden Pole der geocentrischen Axe auch völlig der strahlige Bau der Rippenquallen, der die bisherigen Forscher veranlaßt hat, sie mit den ebenfalls strahlig gebauten Scheibenquallen zusammenzustellen.

Die Lordoneurula.

Der Orthoneurula der Rippenquallen stehen nun alle andern bisher bekannt gewordenen Neurulaformen dadurch gegenüber, daß die Neuralfalte der Gastralfalte nicht genau diametral, sondern schief gegenüberliegt. Ich bezeichne deshalb diese Form als Lordoneurula. Die reinste und einfachste Form der Lordoneurula scheint mir die der Ascidien zu sein, die ich nach Kowalewsky in Figur 61 wiedergebe, aber mit der Licenz, daß ich den Gastrulamund (o), der in der Kowalewsky'-

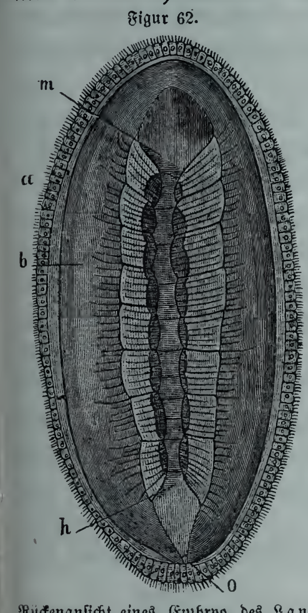
Figur 61.



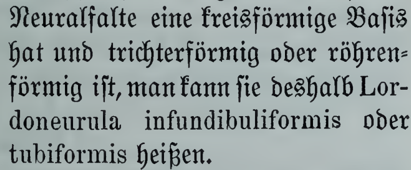
Lordoneurula der Ascidie nach Kowalewsky a) Exoderm das bei p als Neuralfalte n nach einwärts gewachsen ist b) das die Gastralfalte bildende Entoderm, das sich bei o eingestülpt hat c) die Chorda d) Darmhöhle. p) Neuralporus.

schen Figur schon geschlossen ist, als noch offen darstelle und zwar im Interesse der mindereingeweihten Leser. Die Figur ist ein Sagittalschnitt und zeigt sehr schön die Folge der schiefen Lage: Während bei der Orthoneurula Fig. 60 die Neuralfalte und die Gastralfalte direct gegeneinanderwachsen und in ihren Spitzen so aufeinander stoßen, daß sich die größere und stärker wachsende Gastralfalte rund um die Neuralfalte aufstaut (bei d), wachsen hier die beiden Falten seitlich aneinander vorbei und die Neuralfalte dringt zwischen Exoderm und Entoderm nach x, also fast bis zum Gastralmund (o) vor. Eines hat diese primäre Lordoneurula mit der Orthoneurula der Rippenquallen gemein, daß die

Figur 62.



Rückenansicht eines Embryo des Lanzettfischchens nach Kowalewsky a) Exoderm b) das dicke die Darmwand bildende Entoderm, das die langgestreckte in der Zeichnung licht gehaltene Darmhöhle umschließt o) der Gastralporus, der zum After des Thieres wird. In der Mitte die rinnenförmige später zu einem Rohr sich schließende Neuralfalte, zu deren Seiten sich die Urwirbel abgliedern. Im Grund der Neuralfalte schimmert die von m bis h reichende aus einer Reihe großer Zellen bestehende Chorda durch.



Neuralfalte eine kreisförmige Basis hat und trichterförmig oder röhrenförmig ist, man kann sie deshalb Lordoneurula infundibuliformis oder tubiformis heißen.

Der Orthoneurula der Rippenquallen und der Lordoneurula der Ascidien stehen nun die Neuralformen, die wir bei den Wirbelthieren treffen und die alle unter die generische Bezeichnung Lordoneurula fallen, dadurch gegenüber, daß die Neuralfalte eine ungleich größere Basis hat. Statt einer kleinen trichterförmigen Einsenkung sehen wir nämlich entweder eine lineare Falte, wie bei Amphioxus, siehe Fig. 62, oder eine große scheibenförmige, später an einer Seite in eine lange Furche auslaufende Einsenkung, wie bei allen übrigen Wirbelthieren, z. B. bei der als Fig. 63 nach Götte dargestellten Lordoneurula der Unke. Das ist zunächst ein quantitativer

Unterschied, denn wir so bezeichnen können: Die Orthoneurula der Rippenquallen und die Lordoneurula der Ascidien sind **Microneurulae**, die Lordoneurulae der Wirbelthiere sind **Macroneurulae**.

Figur 63.



A) Neurula der Unke von oben her gesehen, nach Götte d) der zum Gehirn werdende scheibenförmige Theil der Neuralfalte n) die rinnenförmige Fortsetzung derselben aus der sich das Rückenmark bildet w) der die Neuralfalte umgebende Wulst.

Ehe ich nun in der formalen Analyse fortfahre, will ich die Frage aufwerfen: Wodurch unterscheidet sich das neuruligene Keimprotoplasma von dem gastruligenen und wodurch das microneuruligene von dem macroneuruligenen? Daß es sich hiebei weniger um einen qualitativen als einen quantitativen Unterschied handelt, liegt auf der Hand und den finde ich im Wassergehalt, von dem die Adhäsivität der Embryonalzellen und die größere Durchlässigkeit der Keimblätter abhängt. Soll es bei der Bildung der Gastralfalte sein Bewenden haben, wie bei den Nesselthieren und Schwämmen, so müssen nach Beendigung der Gastrulabildung beide Keimblätter im Wachsthum gleichen Schritt halten und die gleiche Verschieblichkeit bewahren. Das wird nur möglich sein, wenn eine hohe Durchgängigkeit des Protoplasmas die Ausbildung einer größeren physikalischen Differenz zwischen Exoderm und Entoderm verhindert. In dieser Beziehung wirkt natürlich die Porenbildung bei den Schwämmen am energischsten, bei den Nesselthieren ist es nur die höhere Quellbarkeit, was aber beides auf höheren Wassergehalt des Protoplasmas hinausläuft.

Das neuruligene Protoplasma.

Noch klarer wird uns die Sache, wenn wir uns die Mechanik der Neurulation vergegenwärtigen. Sie beruht natürlich zunächst auf der Differenz im Ausdehnungsbestreben des die Gastralfalte bildenden Entoderms, und des die Neuralfalte bildenden Exoderms, denn sobald diese Differenz groß ist, so bleibt nur zweierlei übrig: entweder

wächst der Abstand der beiden concentrischen Lagen, was nur dadurch geschehen kann, daß eine genügende Menge von Flüssigkeit in die Furchungshöhle, welche beide trennt, eintritt. Oder, wenn das nicht der Fall ist, wenn der Druck der Furchungshöhlen-Flüssigkeit negativ ist, muß eine Einfaltung des Exoderms, d. h. die Neuralfalte entstehen. Da die Furchungshöhle nach außen keine Oeffnung hat, so beruht die Vermehrung ihres Inhalts einfach auf dem Grade der Durchlässigkeit der Keimblätter und dieser steht in geradem Verhältnisse zum Wassergehalt ihres Protoplasmas. Auf der anderen Seite beruht auch die Größe der Wachsthumsdifferenz zwischen Exoderm und Entoderm auf ihr, denn da der Gastralporus sehr klein ist, so muß die Differenz um so größer werden, je weniger leicht das äußere Medium in die Tiefe vordringt und die Gegensätze ausgleicht. Weiter kommt noch der ebenfalls vom Wassergehalt abhängige Grad der Verschiebbarkeit der Exodermzellen in Betracht: je größer diese ist und je leichter die Flüssigkeit in der Furchungshöhle zunimmt, um so weniger entsteht in letzterer ein negativer Druck.

Micro- und Macroneurulation.

Damit kommen wir auch zum Unterschied zwischen der Micro- und Macroneurulation: je rascher und energischer die Verschieblichkeit der Exodermzellen abnimmt, je größer die Differenz im Ausdehnungsbestreben von Entoderm und Exoderm ist und je weniger leicht die Furchungshöhlen-Flüssigkeit den Anforderungen dieses Ausdehnungsunterschiedes der beiden Keimblätter durch Vermehrung entspricht, um so früher und deshalb um so ausgedehnter muß die Neuralfaltenbildung erfolgen.

Ob meine Ansicht richtig ist, kann endgiltig natürlich nur die analytische Bestimmung des Wassergehaltes der Gastrula, Microneurula und Macroneurula entscheiden, wozu ich die, denen das Material zu Gebote steht, auffordern möchte.

Macroneurula der Wirbelthiere.

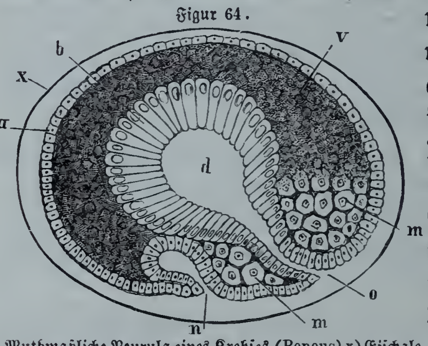
Nehmen wir jetzt unsere formale Betrachtung wieder auf. Nachdem wir die Lordoneurula der Ascidien als Micro-

lordoneurula abgeschieden haben, erübrigt uns noch, die Verschiedenheit der Macrolordoneurula der Wirbelthiere symptomatisch zu bezeichnen. Die von Amphioxus ist offenbar die einfachste primäre, die Neuralfalte ist hier (siehe Figur 62) eine lineare Furche und ich nenne sie Macrolordoneurula sulciformis. Dies ist auch die primäre Form der Neurula der höheren Fische, nur daß die Furche, wie aus Fig. 57 ersichtlich, eine solide Falte, nicht eine offene Rinne ist; die Abweichung vom Amphioxus besteht aber darin, daß am Cerebralpol die Neuralfalte später eine zweite scheibenförmige Einsenkung bekommt, ich möchte sie deshalb sulcodisciformis nennen. Bei den Amphibien und den Amnioten ist dagegen die Neuralfalte bei ihrem ersten Auftreten eine scheibenförmige Einsenkung; ihr Grund ist die Medullarplatte der Embryologen (Fig. 63, d), der schicklichste Name für sie wäre also Macrolordoneurula disciformis. Im weiteren Verlaufe der Ontogenese wird die Scheibe birnförmig, und allmälig verlängert sich ihr spitzes Ende in eine lineare Furche, die sogenannte Primitivrinne der Autoren (Fig. 63, n), so daß ich jetzt diese in Fig. 63 dargestellte Form der Macrolordoneurula als discosulciformis bezeichnen möchte.

Neurula der Gliederthiere.

Nachdem so die definitiv bekanntgewordenen Neurulaformen analysirt worden sind, will ich, der Detailforschung vorgreifend, den deshalb sehr gefährlichen Versuch wagen, auch die Neurulaformen der Gliederthiere und Weichthiere zu bestimmen. Dieser Versuch geht von der Voraussetzung aus, daß das Nervensystemcentrum auch bei diesen Thiertypen aus einer Neuralfalte des Exoderms sich entwickelt, was eben erst zu demonstriren ist. In dieser Beziehung möchte ich jedoch als Fig. 64 eine Abbildung von Häckel

Figur 64.



Muthmaßliche Neurula eines Krebses (Peneus) x) Eischale a) Exoderm b) Entoderm, die Gastralfalte bildend d) die Darmhöhle o) Gastralporus m) Mesodermzellen n) muthmaßliche Neuralfalte v) Nahrungsdotter. (Nach Häckel.)

aus seiner Gasträatheorie hier wiederholen, die einen Sagittalschnitt eines Krebsembryo (Peneus) darstellt. Man sieht hier die bereits mächtig entwickelte, aus cylinderförmigen Zellen gebildete Gastralfalte (b) und daneben eine zweite kleinere Einfaltung (n). Häckel bezeichnet den durch sie gebildeten Hohlraum als Schlund und Kaumagen. Da mir eine Nachprüfung unmöglich ist, so kann ich nur mit aller dem Augenscheinnehmer gegenüber gebührenden Bescheidenheit die Vermuthung aussprechen, diese Einfaltung sei vielleicht die Neuralfalte, also die Anlage des Nervensystems.

Neurula der Weichthiere.

Dem mag nun sein wie ihm wolle, wenn die Voraussetzung richtig ist, daß das Nervencentrum der Weichthiere und Gliederthiere aus einer Neuralfalte des Exoderms entsteht, so können wir aus der Form des Nervencentrums bei den erwachsenen Thieren eine formale Bezeichnung für ihre Neurula ableiten und zwar so: Bei den Weichthieren ist das Nervencentrum ein Schlundring, also ihre Neurula jedenfalls eine Lordoneurula, in quantitativer Beziehung eine Mesoneurula, weil zum Umwachsen des Darmrohrs eine größere Massenentwicklung gehört, als sie die Neuralfalte der Ascidien und Rippenquallen aufweist; der Form nach endlich ist sie „circuliformis“, also wäre die Bezeichnung: Mesolordoneurula circuliformis.

Neurula der Gliederthiere.

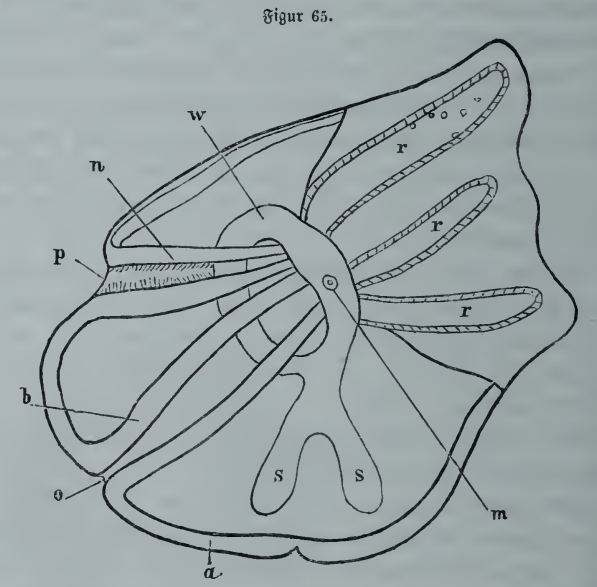
Wenden wir uns zu den Gliederthieren, so besteht deren Nervencentrum aus einem Schlundring und dem an diesen sich anschließenden paarigen Ganglienstrang, woraus sich für ihre Neurula die Bezeichnung „Mesolordoneurula circulorestiformis“ ergibt.

Neurula der Stachelhäuter.

Um endlich zu dem letzten Typus der Darmthiere, den Stachelhäutern, überzugehen, so möchte ich die von Greeff entdeckte Thatsache, daß das Nervensystem dieser Thiere aus hohlen Röhren besteht, die mit den Wassergefäßen communiciren, für die Vermuthung anführen, daß auch bei diesen Thieren das Nervensystem aus einer Neuralfalte hervorgeht, ja, daß vielleicht das ganze Wassergefäßsystem ein Product der Neuralfalte und die Madreporenplatte der

Neuralporus ist. Wenn diese Vermuthung, die ich jedoch mit aller Reserve ausspreche, weil nach Agassiz und Greeff das Wassergefäßsystem der Seesterne sich vom Magen aus entwickeln soll, richtig ist, dann wäre Fig. 65 die Neurula eines Echinoderms. p wäre der Neuralporus, das damit communicirende Ringgefäß (auf der Kowalewsky'schen Figur sieht man die Communication allerdings nicht, sie wird aber im Text angegeben), der Nervenschlundring und die davon ausgehenden Radialgefäße würden sich zu dem Nervenschlundring verhalten wie der Ganglienstrang der Articulaten zu deren Nervenhalsband. Diese Deutung des Wassergefäßsystems der Stachelhäuter wäre deshalb nicht so befremdlich, weil ja auch Gehirn und Rückenmark der Wirbelthiere hohle Gebilde sind, deren Höhlung ursprünglich nach außen offen ist. Das Eigenthümliche bei den Stachelhäutern wäre also nur, daß

Figur 65.



Larve einer Holothurie nach Kowalewky, a) Exoderm, b) Entoderm, die Darmwand bildend, o) Gastralporus den After des Thieres bildend, die Mundöffnnng scheint bei m durch den Schlundring hindurch. Nach der gewöhnlichen Auffassung sind p, n, w, r und s Theile des Wassergefäßsystems, p die Eingangsöffnung, n der zufließende Kanal, w der Ringkanal, in welchen p einmündet, was jedoch auf der Figur nicht sichtbar ist r, r, r sind die Auswüchse des Wassergefäßsystems für die Tentakeln, s, s die für die Saugfüßchen.

ihr Neuralporus zeitlebens offen bleibt und der Neuralkanal, der bei den Wirbelthieren kaum eine Function hat, hier als Wassergefäßsystem fungirt. Eine andere vielleicht plausiblere Anschauung wäre die, die *Ambulakralrinnen der Seesterne* für die Neuralfalten zu halten, die hier dann fast ihrer ganzen Länge nach offen bleiben würden. Suchen wir auf ersterer Basis nach einer formalen Benennung für die Neurula der Echinodermen, so ergibt sich aus der Stellung des Neuralporus p zum Gastroporus o, daß sie eine Lordoneurula ist; in quantitativer Beziehung ist sie der Mesoneurula der Articulaten und Mollusken an die Seite zu stellen; der Form nach ist sie zuerst circuliformis, dann circulorestiformis, aber zum Unterschiede von der der Articulaten circulomultirestiformis; wäre jedoch das Charakteristische derselben ihre Function als Wassergefäßsystem, so nennte ich sie *Hydroneurula*.

Schema der Neurula-Formen.

Wir bekämen somit folgendes Schema der verschiedenen Neurulaformen:

<table>
<tr><td>Orthoneurula</td><td rowspan="2">Microneurula</td><td>Microrthoneurula = Neurula der Rippenquallen</td></tr>
<tr><td rowspan="4">Lordoneurula</td><td>Microlordoneurula = Neurula der Ascidien</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Mesoneurula</td><td>Mesolordoneurula circuliformis = Neurula der Mollusken
Mesolordoneurula circulorestiformis = Neurula der Articulaten</td></tr>
<tr><td>Mesolordoneurula circulomultirestiformis = Hydroneurula der Echinodermen (?)</td></tr>
<tr><td>Macroneurula</td><td>Macrolordoneurula sulciformis = Neurula des Amphioxus und vielleicht anderer Knorpelfische z. B. Petromyzon.
Macrolordoneurula sulcodisciformis = Neurula der Knochenfische
Macrolordoneurula discosulciformis = Neurula der Lungenwirbelthiere.</td></tr>
</table>

Unterschied von Orthoneurula und Lordoneurula.

Kehren wir nach dieser classificatorischen Abschweifung zu unserer promorphogenetischen Betrachtung zurück, so ist natürlich das Wichtigste der Unterschied zwischen der Orthoneurula und der Lordoneurula. Neuralporus und Gastralporus sind gewissermaßen die Stützpunkte für zwei Wachsthumsmittelpunkte, von denen ein Wachsthumsdruck (gleichgiltig, ob activ oder passiv) ausgeht. Da nach dem pag. 372 Gesagten jeder Wachsthumsdruck den Weg nach dem Orte des geringsten Widerstandes, d. h. den längsten in dem Körper möglichen Weg einschlägt und der längste in einer Kugel mögliche gerade Weg deren Durchmesser ist, so entladet sich ein von der Peripherie einer Kugel ausgehender Druck stets auf einen diametral gegenüberliegenden Punkt. Sind nun an einer Kugel zwei Druckpunkte vorhanden, die einander gegenüberliegen, so wirken die Drucke direct gegen einander und im ganzen übrigen Körper herrschen in gleicher rechtwinkliger Entfernung von dem die beiden Druckpunkte verbindenden Durchmesser gleiche Druckverhältnisse. Daraus ergibt sich abgesehen von den Kreuzaxen ein einaxiger Hauptaxer als Grundform der Orthoneurula der Rippenquallen. Liegen sich dagegen die beiden Druckpunkte schief gegenüber, so schneiden sich die von ihnen ausgehenden Wirkungen unter irgend einem Winkel im Centrum der Kugel und jede hat sich gegenüber einen eigenen Gegendruckpunkt. Mit diesen vier Punkten sind zwei Wachsthumsaxen gegeben und mit ihnen eine Hauptebene, in der beide Axen mit ihren Polen liegen; aus einem solchen Körper muß ein Hauptebener werden, in welchem sich die Masse des Körpers gleichgewichtig zu beiden Seiten dieser Hauptebene vertheilt, weil immer nur an zwei gleichweit von dieser Druckebene rechtwinklig abstehenden Punkten die Drucke gleich sind.

Die Hauptebene oder geocentrische Ebene.

Fixiren wir nun das Verhältniß mit einigen Benennungen. Das Neue bei der Lordoneurula ist, daß Gastralpol und Neuralpol nicht mehr die beiden Pole einer ungleichpoligen Axe sind, sondern daß jeder der eine Pol einer eigenen Axe ist. Die, in welcher der Gastralpol liegt, nenne ich die

Gastralaxe, ihre beiden Pole den *Gastralpol* und den Antigastralpol oder *Oralpol*, weil dort die Mundöffnung auftritt. Die andere Axe nenne ich die *Neuralaxe*, ihre Pole den *Neuralpol* und den *Antineuralpol*. Wichtig ist nun weiter die Orientirung der Hauptebene, denn das ist wieder ein Stück der geocentrischen Differenzirung des Thierkörpers, daß diese Ebene bei ihrem Auftreten *stets lothrecht steht* und auch bei den meisten Thieren diese Stellung bis zum Ende der Ontogenese bewahrt; deshalb nenne ich sie die *geocentrische Ebene*. Bezüglich der Orientirung der beiden Axen in dieser Ebene stimmen die verschiedenen Thiertypen nicht mit einander überein. Bei den Articulaten und Vertebraten steht meistens die Neuralaxe geocentrisch, die Gastralaxe mehr oder weniger wagrecht. Bei den niederen Thieren kommen vielfache Modificationen vor, deren Besprechung uns zu tief in's Detail führen würde. Eines ist jedoch noch zu constatiren: Bei der *Orthoneurula* bildet der *Gastralporus* die *Mundöffnung* des erwachsenen Thieres gerade so wie bei den Gasträaden, bei der *Lordoneurula* dagegen entweder die *Afteröffnung* des erwachsenen Thieres oder schließt er sich, worauf später, jedoch ungefähr an derselben Stelle, eine neue Afteröffnung sich bildet.

Ursache der Lordoneurulation.

Die wichtigste promorphogenetische Frage ist jetzt natürlich die nach der Ursache des Ueberganges der geocentrischen Axe in eine geocentrische Ebene oder, wie man auch sagen kann, der Zerfällung der primären geocentrischen Axe in zwei Axen.

Zunächst fühlt man sich versucht, an eine Verlegung des Schwerpunktes zu denken, denn aus den Schilderungen der Embryologen geht hervor, daß bei den Amphibieneiern der Keim während des Ueberganges der geocentrischen Axe in die geocentrische Ebene eine allmälige, bis zu 90 Grad gehende Rollung ausführt, so daß der ursprünglich am geocentripetalen Pol der geocentrischen Axe liegende Gastralporus (Rusconischer After) schließlich am Ende einer horizontalen

Axe liegt. Diese Rollung fehlt aber den meroblastischen Eiern und eine einfache Betrachtung lehrt, daß sie nicht die Ursache, sondern die Folge der fraglichen Ursache ist: Durch die einseitige Entwicklung des Exoderms in einem bestimmten Meridiane wird der Schwerpunkt des Keimes verlegt und daher die Rollung. Weiter erhellt aus den Angaben der Detailforscher, daß die Einseitigkeit schon im Gastrulastadium auftritt, daß also die Lordoneurula die Fortentwicklung aus einer Lordogastrula ist, was ein sehr frühzeitiges Eingreifen der lordogenetischen Ursache beweist.

Morphogenetischer Einfluß der Beleuchtung auf die Pflanzen.

Sieht man sich um, ob die äußere Natur einen differenzirend wirkenden Factor enthält, dessen Richtung die Lothlinie unter einem Winkel schneidet, so zeigt die Pflanzenwelt einen solchen sehr deutlich, nämlich das Sonnenlicht, oder besser gesagt, das Licht überhaupt. Einmal zeigen alle Pflanzen, die einseitig beleuchtet sind, z. B. die Randbäume eines Waldes, die Zimmertopfpflanzen 2c., eine einseitige Entwicklung nach der Richtung der Lichtquelle, so daß wir von einer heliocentrischen oder photocentrischen Axe sprechen können. Auch der Unterschied, den man an Bäumen zwischen der Nordseite und Südseite, besonders an den Stämmen wahrnimmt, ist ein Beweis von dem morphogenetischen Einfluß von Factoren, welche die geocentrische Axe unter einem Winkel schneiden.

Sehen wir nun zu, ob bei den Thiereiern obige oder ähnliche Factoren in Wirksamkeit sein können.

Angeheftete Eier.

Um das zu erwägen, müssen wir die verschiedenen Fälle, unter denen sich die Eier entwickeln, auseinanderhalten. Am klarsten wäre der Fall bei Eiern, die an einer schiefen oder senkrechten Fläche angeklebt sind, was z. B. für sehr viele Insecteneier gilt. Hier wäre eine mit der geocentrischen Axe sich kreuzende Haftaxe gegeben, die wohl im Stande wäre, eine Differenzirung hervorzubringen, wenn das Keimprotoplasma photofugale oder photopetale Eigenschaften hat, wofür manche Vermuthungen sprechen. Es unterliegt auch keinem Zweifel, daß die Eier, welche angeheftet werden,

selten an wagrechten Haftflächen sitzen. Bei festsitzenden Eiern, die in bewegtem Wasser sich entwickeln, haben wir in der einseitigen Bewegung des Wassers einen die geocentrische Axe kreuzenden Einfluß, der differenzirend wirken kann, sobald z. B. das Protoplasma, was sehr wahrscheinlich ist, oxygenopetale Eigenschaften hat, d. h. sich da lebhafter entwickelt, wo der Sauerstoff aus erster Hand einwirkt. Ich möchte hiebei daran erinnern, daß auch die im stagnirenden Wasser lebenden Süßwasserfische zur Laichablegung Stellen aufsuchen, wo das Wasser in wagrechter Bewegung sich befindet. Auch im Meere haben wir mit den wagrechten Bewegungen zu rechnen, welche Ebbe und Fluth und die Meeresströmungen hervorbringen. Bei den frei schwimmenden Eiern pelagischer und palustrischer Thiere fällt allerdings Haftaxe und Bewegungsaxe weg, allein es bleibt doch noch die photocentrische Axe übrig, als eine, welche mit der geocentrischen Axe im Großen und Ganzen, namentlich bei Sonnenschein, nicht parallel geht, da die Richtung der Sonnenstrahlen außerhalb der Tropen gar nie, und innerhalb der Tropen nur in gewissen Jahreszeiten, und auch da nur um Mittag lothrecht ist.

Freischwimmende Eier.

Während also bei den frei sich entwickelnden Eiern genügende Momente für ein einseitiges Wachsthum vorhanden wären, wird die Sache schwieriger, sobald es sich um Eier handelt, welche sich im Mutterleibe oder im Innern von Pflanzen oder dem Innern der Erde entwickeln, doch lassen sich auch hier zum Theil einseitige Factoren auffinden, z. B. bei den viviparen Thieren ist die Axe des Fruchthälters entschieden ein solcher, da in ihr der geringste Ausdehnungswiderstand gegeben ist, von dessen morphogenetischer Wirkung wir pag. 372 gesprochen haben. Bei den Insecteneiern im Innern von Pflanzen ist ein einseitig wirkender Factor der, daß die Wärmequelle eine einseitige, nämlich bei oberflächlich liegenden die Oberfläche, bei central gelegenen die Südseite ist. Allerdings, bei subterrestrisch sich entwickelnden Eiern weiß ich zunächst keinen schief wirkenden Factor anzu-

Innerlich sich entwickelnde Eier.

geben. — Nicht mit Stillschweigen darf der Umstand übergangen werden, daß die Eier sehr vieler Thiere, z. B. fast aller Vögel und Reptilien, sowie sehr vieler Insecten, nicht kuglig, sondern einaxig sind, und daß diese Axe meistens, z. B. bei Vögeln immer, rechtwinklig zur geocentrischen Axe steht, was eine Ungleichheit des Ausdehnungswiderstandes für den Keim bedeutet.

Die Orientirung des Keimes im Raum.

Ich verhehle mir nun nicht, daß trotzdem noch genug Fälle übrig bleiben, in denen ein schief wirkender Factor zunächst nicht aufgefunden werden kann, und daß es deshalb sehr voreilig wäre, hier eine bestimmte Theorie aufzustellen. Warum ich trotzdem obige Erörterungen meinen Fachgenossen vorlege, hat seinen Grund darin, daß dieselben eine Anregung für die Detailforschung enthalten. Bisher haben die Embryologen, wenn sie überhaupt der Orientirung des Keimes im Raume eine Aufmerksamkeit schenkten — was leider nur der Minderzahl nachgerühmt werden kann — sich nur um die lothrechte Orientirung bekümmert, die *horizontale Orientirung* dagegen völlig ignorirt. Nun aber kann meiner Ansicht nach die eben besprochene promorphogenetische Frage nur an der Hand von genauen und umfassenden Beobachtungen über die horizontale Orientirung gelöst werden, und zu diesen möchte ich dringend auffordern. Da der Geist des Widerspruches bei den Forschern eine mächtige Triebfeder ist, so möchte ich, um diesen Geist zu wecken, folgende Theorie aufstellen:

Lordoneuruligenes Protoplasma.

Unter den äußeren morphogenetischen Factoren bei der Ontogenese sind die mächtigsten, denen sich fast kein Organismus entziehen kann, die, welche die Haftaxe und die geocentrische Axe erzeugen. Viel minder energisch wirken einige lateral differenzirende Factoren, wie Beleuchtung, Erwärmung, wagrechte Bewegung der Entwicklungsmedien, Differenzen des Ausdehnungswiderstandes &c. Diesen Differenzen gegenüber verhalten sich nicht alle Sorten von Keimprotoplasma gleich. Hat das Protoplasma geringe Adhäsivität, besitzen also die Embryonalzellen eine große Verschieblichkeit,

so sind diese Factoren nicht im Stande, die Wirkung der geocentrischen Differenzirung merkbar zu stören, ist dagegen das Protoplasma sehr adhäsiv und seine Empfindlichkeit gegen äußere Reize groß, so ist mit ihnen eine zweite Wachsthumsaxe gegeben, die so wirkt, daß sie die Umwandlung der geocentrischen Axe in eine geocentrische Ebene zu Wege bringt. Damit hätten wir auch eine Diagnose für den Unterschied von orthoneuruligenem und lordoneuruligenem Protoplasma gefunden: Das erstere ist einmal verschieblicher, d. h. weniger adhäsiv — sonder Zweifel, weil es wasserhaltiger ist — und zweitens minder empfindlich, d. h. in geringerem Maße differenzirbar. Diese Diagnose stimmt auch mit den Thatsachen sehr gut überein: Ich besitze zwar keine Analyse über den Wassergehalt der Rippenquallen, allein der Augenschein lehrt, daß er eher noch niedriger sein wird, als der zu 998‰ gefundene der Scheibenquallen, also unendlich viel größer, als der aller Thiere, die eine Lordoneurula besitzen. Auch in Bezug auf Gewebsdifferenzirung, die meiner Ansicht nach der beste Maßstab für die Empfindlichkeit des Keimprotoplasmas gegen äußere Einflüsse ist, stehen die mit einer Orthoneurula versehenen Rippenquallen tief unter allen Lordoneurulaten.

Das ist meine Anschauung; möge es Anderen gelingen, eine bessere zu finden.

Stuttgart, Neujahr 1876.

Siebenzehnter Brief.

Das mittlere Keimblatt.

Unsere bisherigen Auseinandersetzungen über die Keimesgeschichte der Thiere bezogen sich fast nur auf das Schicksal der Gränzblätter des Keimes. Auf der einen Seite haben wir die Entstehung des Entoderms durch die Einstülpung der Gastralfalte kennen gelernt, auf der anderen Seite sahen wir, wie das Exoderm eine zweite Falte bildet, welche als Neuralfalte zwischen Exoderm und Entoderm einwächst, wodurch eine neue, höhere Organisationsstufe entstanden ist. Wo es bei dem Auftreten der Gastralfalte sein Bewenden hat, wie bei den Schwämmen und Nesselthieren, haben wir zeitlebens die Organisationsstufe der Dreischichtigkeit in ihrer einfachsten Form: zwei Schichten bilden die Leibeswand und als dritte Schichte können wir die centrale Nahrungshöhle ansehen. Wir können mit Häckel die auf dieser Organisationsstufe stehen bleibenden Thiere als Gastraeaden bezeichnen.

Ursprung der Mesodermzellen.

Mit dem Auftreten der Neuralfalte tritt auch in Bezug auf die Schichtung eine höhere Organisationsstufe, die der Vierschichtigkeit ein, indem jetzt allgemein bei diesen Thieren zwischen Exoderm und Entoderm eine mittlere Leibeswandschichte erscheint, das Mesoderm der Embryologen. Unter den letzteren herrscht ein Streit darüber, ob das Mesoderm ein Product des Exoderms oder des Entoderms ist, oder ob beide dabei mitwirken. Da ich nicht

Specialforscher auf dem Gebiete der Keimesgeschichte bin, so wäre es von mir Anmaßung, in diesem Streit, der nur durch Beaugenscheinigung entschieden werden kann, ein Urtheil zu fällen, nur möchte ich die Bemerkung machen, daß mir die Entscheidung dieser Frage für die Morphogenesis deshalb nicht von so großer Bedeutung zu sein scheint, weil in der ersten Zeit, in der das Mesoderm auftritt, die Verschieblichkeit der dasselbe bildenden Embryonalzellen so groß ist, daß ihre definitive Lagerung weit weniger vom Orte ihrer Entstehung als von den ihre Verschiebung bedingenden Einflüssen abzuhängen scheint, und diese dürften, meiner Ansicht nach, von dem Wachsthumsdruck der beiden Gränzblätter und der Neuralfalte ausgehen. Erst später, wenn auch die Mesodermzellen fester mit einander verkleben, greifen sie activ in die Morphogenese ein, aber dieses Eingreifen hat dann natürlich die Position zur Basis, in welche sie durch den Einfluß der anderen Elemente der Leibeswand gebracht worden sind, worüber wir unten zu sprechen haben werden.

Die Neuralfalte als Vorbedingung für die Mesodermentwicklung.

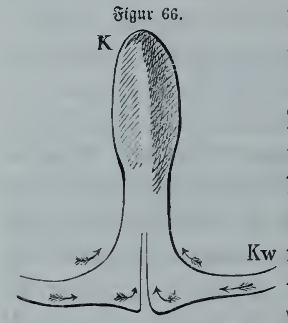
Zuvörderst wollen wir sehen, in welchem Zusammenhang das Auftreten eines Mesoderms mit dem der Neuralfalte steht. Ich finde diesen einmal darin, daß das Einwachsen der Neuralfalte zwischen Exoderm und Entoderm die Wirkung eines zwischen dieselben eingeschobenen Keiles haben muß und daß damit der Raum für das Mesoderm geschaffen ist. Wenn jetzt irgendwo noch Embryonalzellen sich befinden oder neu entstehen, die verschieblich oder activer Ortsbewegung fähig sind, so werden sie in diesen Raum einwandern und ihn mit ihren Theilproducten erfüllen. — Allein nicht blos in seinem Auftreten scheint mir das Mesoderm von der Bildung der Neuralfalte abzuhängen, sondern auch in seiner Ausbreitung, und diesen Punkt müssen wir uns etwas genauer besehen.

Ansammlungsort der Mesodermzellen.

Wie ein Blick auf Fig. 60, pag. 397 ergibt, ist das mittere Keimblatt (c) bei der Orthoneurula der Rippenquallen am spärlichsten da entwickelt, wo Neuralfalte und Gastral-

falte mit ihren Spitzen auf einandertreffen, also zwischen n und d, während es überall seitwärts davon eine bedeutende Dicke erreicht: Bei der Lordoneurula der höheren Thiere zeigt uns ein Blick auf die der Ascidien, des Amphioxus und der Unke (Fig. 59), daß die stärkste Ansammlung zu beiden Seiten der Neuralfalte stattfindet, weil natürlich der größte Raum sich rechts und links von der als Keil zwischen Exoderm und Entoderm eindringenden Falte befindet. Als weiteren Beweis hiefür gebe ich als Fig. 66 die Copie der Keimscheibe des Lachses nach His, wo dieser Forscher die Richtung der Einwanderung der Mesodermzellen aus ihrem Productionsherde, dem Keimwulst, d. h. der Umschlagstelle des Exoderms in das Entoderm mit Pfeilen angibt: es tritt von rechts und links ein Zellstrom gegen die Neuralfalte und bildet die beiden, die Neuralfalte zwischen sich fassenden Keimstreifen. Damit ist auch mein obiger Ausspruch gerechtfertigt, daß es bei der Bildung des Keimblattes viel weniger auf den Ort ankommt, wo seine Zellen sich bilden, als vielmehr darauf, wohin sie geschoben werden.

Figur 66.



Schematische Figur des Lachskeimes nach His. Die Pfeile bezeichnen die Richtung, in welcher das Zellmaterial vom Randwulst der Keimscheibe vorrückt.

Wenn Häckel sagt, die bei den Enteraten zu beobachtende Trennung des Mesoderms in zwei Blätter, das Hautfaserblatt und das Darmfaserblatt (animale und vegetative Muscularis) beruhe darauf, daß das Mesoderm von Hause aus als doppelte Schichte auftrete, indem die eine durch Abspaltung aus dem Exoderm, die andere durch Abspaltung aus dem Entoderm entstehe, so kann ich ihm Angesichts der positiven Angaben von His und Götte über ein Verschobenwerden der Zellen des mittleren Keimblattes und der laut sprechenden morphologischen Verhältnisse des mittleren Keimblattes nicht beipflichten, dagegen mag seine Anschauung

für dasjenige mittlere Keimblatt zutreffen, das man bei den höher differenzirten Coelenteraten trifft.

Dauernder Einfluß der geocentrischen Differenzirung.

Um nun noch eine Vorstellung von der tiefeinschneidenden morphogenetischen Wirkung der geocentrischen Differenzirung zu geben, mache ich darauf aufmerksam, daß nach Obigem die Anordnung des mittleren Keimblattes symmetrisch zu der geocentrischen Ebene erfolgt, und so ist, wenn jetzt das mittlere Keimblatt activ in die Gestaltwerdung eingreift, der Einfluß der geocentrischen Differenzirung für die gesammte Ontogenese ein für alle Mal gegeben, mag jetzt nachher der Embryo seine Lage ändern, wie er wolle.

Die eben geschilderte Anordnung des Mesoderms in Form von zwei Strängen oder Platten zu beiden Seiten der Neuralfalte ist am schärfsten bei den Wirbelthieren und Gliederthieren (bei den letzteren jedoch etwas weniger als bei den ersteren) ausgesprochen und wird auch im ganzen weiteren Verlaufe der Ontogenese nicht gestört; unter den Mollusken dagegen, über die wir freilich noch keine in diesem Punkte befriedigende Keimesgeschichte besitzen, bleibt nur bei den zweischaligen Muscheln die geocentrische Differenzirung auch für die Folge durchaus ungestört, bei den Schnecken dagegen tritt offenbar deshalb eine erhebliche Störung ein, weil deren Embryonen schon sehr früh Flimmerhaare bekommen, mit Hilfe deren sie ihre Orientirung im Raume fortwährend ändern. Auch verhindert hier wohl die weiche, der Zellverschiebung so günstige Beschaffenheit ihrer Embryonalzellen jene weitergehenden Gliederungen des mittleren Keimblattes, die für Gliederthiere und Wirbelthiere so charakteristisch sind und die wir im Folgenden — jedoch mit Beschränkung auf die Wirbelthiere — noch näher in's Auge fassen wollen, da mit ihnen eine neue Organisationsstufe erreicht wird.

Bildung der Rückensaite.

Betrachten wir die Vorgänge bei den Wirbelthieren, welche am besten gekannt sind, und zwar mit Hilfe der Fig. 59, C auf Seite 395, dem Querschnitte eines Unken=

embryo. Das Erste und Wichtigste ist der Sonderungsvorgang des mittleren Keimblattes in der geocentrischen Ebene. Dieselbe präsentirt sich uns, wie schon früher gesagt, als der Ort eines gewissen Druckgleichgewichtes: Von oben herab drückt der First der Neuralfalte, von unten die Gastralfalte, bezüglich die in ihre Höhlung eingeschlossene Flüssigkeit, und endlich von rechts und links her die beiden Stränge des mittleren Keimblattes (c). Das Resultat dieses Druckgleichgewichtes ist, daß alle dorthin gelangenden Zellen des mittleren Keimblattes vor Verschiebung gesichert sind, mit einander verkleben und in Folge der chondrigenen Disposition des Wirbelthierprotoplasmas zu einem genau in der geocentrischen Axe liegenden Knorpelstrang, der **Rückensaite** (Chorda dorsalis) verschmelzen, wie ich das schon pag. 252, 256, 303 und 307 kurz angab.

Chordulastadium.

Damit ist ein Keimstadium erreicht, welchem ich nach Analogie der Benennungen Gastrula und Neurula die Bezeichnung **Chordula** beilege. Wie schon früher erwähnt, kommt diese Keimform nur den Wirbelthieren und Ascidien zu, und da bei den letzteren im Bereich des mittleren Keimblattes kein weiterer erheblicher Organisationsfortschritt auftritt, dieselben mithin auf dem Chordulastadium verharren, so bezeichne ich sie als Chordaeaden, so wie die Rippenquallen Neuraeaden und die Schwämme und Nesselthiere Gastraeaden sind.

Bildung der Urwirbel.

Bei den Wirbelthieren stoßen wir dagegen auf weitere folgenreiche, eine höhere Organisationsstufe herbeiführende morphologische Differenzirungen des mittleren Keimblattes, nämlich die Abgliederung der Urwirbel, die ich schon Seite 302 für einen Spaltungsvorgang in den beiden Keimstreifen neben der Neuralfalte erklärte. In jenem Briefe habe ich als Ursache der Spaltung die von der Chorda dorsalis ausgehende Spannung angegeben, die diesem Gebilde nach dem von den Botanikern ermittelten Gesetze von der Gewebsspannung zukommen muß. Zunächst führe ich als Beweis für die Richtigkeit dieser Anschauung Folgendes an: **His**

hat meines Wissens zuerst darauf hingewiesen, daß man aus der Gestalt der Embryonalzellen einen Schluß auf die Richtung der Gewebsspannung machen könne, indem in dieser die Zellen zusammengedrückt werden; das von His Gesagte findet seine Ergänzung durch die pag. 372 angeführten Versuche über das Wachsen künstlicher Zellen in der Richtung des geringsten Widerstandes. Nun zeigen die Zellen der Chorda dorsalis, wie aus Fig. 304 ersichtlich, eine starke Zusammenpressung in der Richtung der Längsaxe, ein Beweis, daß sie in dieser Richtung eine starke Spannung ausübt; umgekehrt zeigen die Zellen der anliegenden Primitivstreifen ein lineares Auswachsen parallel der Chordaaxe, als Beweis, daß für sie in dieser Richtung der geringste Widerstand vorhanden ist. Dies sind augenscheinliche Beweise dafür, daß die Chorda ein stärkeres Längswachsthum besitzt, als die anliegenden Theile des mittleren Keimblattes, eine Dissonanz, die zum Auftreten der Spalten zwischen den Urwirbeln führt. Als weiterer Beweis für diese Wachsthumsdifferenz ist noch anzugeben, daß die Urwirbel nach ihrer Abspaltung auch noch im Centrum hohl werden, was ja nur möglich ist, wenn sowohl ihr numerisches als ihr trophisches Wachsthum nicht ausreicht, um den durch den Wachsthumsdruck der anliegenden Chorda gebildeten Raum auszufüllen.

Mitwirkung der Neuralfalte bei der Gliederung des Mesodermes.

Dem möchte ich noch hinzufügen, daß, wenigstens anfangs, offenbar auch von der Neuralfalte ein stärkerer Wachsthumsdruck in der Richtung der Längsaxe ausgeht, wie das Auftreten querer Faltungen im Bereich des Hirnabschnittes der Falte beweist. Darin liegt eine wesentliche Unterstützung der Chorda in ihrem Bestreben, die Urwirbelplatte in Urwirbel zu zerspalten. Ja, es scheint mir, als ob dieser Wachsthumsdruck der Neuralfalte den ersten Anstoß zu dem ganzen Vorgange geben würde, indem derselbe noch vor dem Auftreten der Chorda ein festeres Verkleben der Zellen des mittleren Keimblattes in der Längsrichtung verhindert, was eine Vorbedingung für die spätere Spaltung

ist. Aus diesem Grunde halte ich die Gliederung des mittleren Keimblattes einerseits für eine Consequenz der Chondrigenie des Keimprotoplasmas, andererseits für eine Consequenz der Macroneurulie. Die Mächtigkeit, in welcher bei den Wirbelthieren die Neuralfalte gleich im Beginne auftritt, ist auch der Grund zu ihrem energischeren Ausdehnungsbestreben.

Während die kleine Neuralfalte bei den Ascidien, wie der Erfolg lehrt (es entsteht aus ihr nur ein winziges Ganglion), eine viel zu geringe Wachsthumsenergie besitzt, um tiefer in die Organisation des mittleren Keimblattes einzugreifen, und dasselbe von der Chorda dieser Thiere gilt, haben bei den Wirbelthieren die große Neuralfalte und die Chorda ein so energisches Ausdehnungsbestreben, daß die oben geschilderten Folgen im mittleren Keimblatte eintreten.

Das chorduligene Protoplasma.

Es frägt sich jetzt: Können wir beides, das stärkere Wachsthum der Neuralfalte und das der Chorda, auf eine Qualität des Keimprotoplasmas zurückführen? Denn diese Frage muß jedesmal gestellt werden, da, solange sie unbeantwortet bleibt, auch noch nichts erklärt, sondern nur eine Symptomatologie gegeben ist. Pag. 400 habe ich die macroneuruligene Disposition des Protoplasmas auf seine größere Dichtigkeit, d. h. den geringeren Wassergehalt, beziehungsweise die raschere Abnahme seiner Verschieblichkeit zurückgeführt, die das Resultat einer größeren Empfindlichkeit des Protoplasmas gegen die differenzirenden Einflüsse der Außenwelt ist. Es frägt sich also jetzt, ob darin auch das Motiv für das stärkere Wachsthumsbestreben der Chorda liegt. Da die Zellen der Chorda Theile des mittleren Keimblattes sind und da alle Macroneurulaten sich von den Micro- und Mesoneurulaten durch eine weit bedeutendere Massenentwicklung des mittleren Keimblattes unterscheiden, so ist die Frage nach dem stärkeren numerischen Wachsthum der Chordazellen zunächst ein Theil der Frage nach dem stärkeren numerischen Wachsthum des Mesoderms überhaupt, und hierüber ist Folgendes zu sagen:

Die morphogenetischen Eigenschaften des Keimprotoplasmas.

Wir haben es bei unserer Frage mit dreierlei morphogenetischen Eigenschaften des Keimprotoplasmas zu thun: erstens der Verschieblichkeit der Embryonalzellen, zweitens der Empfindlichkeit derselben gegen die Ursachen der Gewebsdifferenzirung, drittens der Energie des numerischen Wachsthums. Alle diese drei Eigenschaften scheinen mir zur Wasserhaltigkeit des Protoplasmas in folgender Beziehung zu stehen: Mit der Abnahme des Wassergehaltes nimmt die Verschieblichkeit der Embryonalzellen ab, während die Empfindlichkeit und die Energie des numerischen Wachsthums zunimmt. Weiter kommt das Verhalten der Empfindlichkeit und die Theilungsenergie in Betracht, und hierüber gilt Folgendes: Das stärkste numerische Wachsthum besitzen die undifferenzirten Embryonalzellen; mit der Differenzirung nimmt dasselbe ab. Nun beginnt bei der Ontogenese, wie wir im zehnten Briefe sahen, die Differenzirung an der Oberfläche und schreitet in die Tiefe fort. Dies hat zur Folge, daß die Intensität des numerischen Wachsthums an der Oberfläche früher herabgemindert wird als in der Tiefe. Je empfindlicher nun ein Protoplasma gegen die äußeren Differenzirungsursachen ist, umso größer ist das Uebergewicht in der Wachsthumsenergie der Binnenzellen, d. h. der Zellen des Mesoderms gegenüber den peripherischen Zellen. Hiezu kommt jetzt noch die rasche Abnahme der Verschieblichkeit der peripherischen Zellen, welche zuerst die Gastralfalte in die Tiefe vorschiebt und dann die Neuralfalte. Diese Theile genießen jetzt gleichfalls die Vortheile der centralen Lage in Bezug auf längere Bewahrung ihrer Wachsthumsenergie, und so kommt es, daß alle inneren Theile, Muscularis, Chorda, Neuralfalte und Darm, im Wachsthum ein so bedeutendes Uebergewicht gegenüber dem Exoderm gewinnen, was die charakteristische Eigenthümlichkeit der Wirbelthiere gegenüber allen Wirbellosen ist. Jetzt können wir zu der Frage schreiten: Warum wächst die Chorda stärker als die Urwirbelplatte? Die Differenz ist meiner Ansicht nach einfach eine Consequenz der größeren

Empfindlichkeit gegen die Ursachen der Gewebsdifferenzirung; je größer diese ist, umso energischer sind die durch sie hervorgerufenen Differenzen, speciell hier die des numerischen Wachsthums.

Unterschied des numerischen Wachsthums.

Allerdings bleibt jetzt die Frage: Warum ist die Differenz des numerischen Wachsthums zwischen Chorda und Urwirbelplatte zu Gunsten der ersteren und nicht umgekehrt? Diese Frage beantwortet sich sehr leicht: Die Chordazellen liegen, wie oben gesagt, ruhig, die Zellen der Urwirbelplatte sind Verschiebungen, also mechanischen Reizungen ausgesetzt, welche sonder Zweifel, wie alle Reizungen, Bewegungen in dem Protoplasma hervorrufen, die mit Oxydationen, also Stoffverbrauch, verbunden sind. Damit ist zweierlei erklärt: erstens der Wachsthumsnachtheil dieser Zellen gegenüber denen der Chorda, zweitens die Quelle der Flüssigkeit, welche die Lücken zwischen den Urwirbeln und die Höhlung in den Urwirbeln erfüllt.

Das Merulastadium.

Nehmen wir jetzt hinzu, daß nicht blos Verschieblichkeit, Empfindlichkeit und Wachsthumsenergie von einem bestimmten Wassergehalt des Protoplasmas abhängig sind, sondern auch, nach pag. 313, die Erzeugung von Knorpelstoff, so kommen wir zum Endresultat, daß eine Ursache, warum die Wirbelthiere Macroneurulaten, Chordulaten und Merulaten sind, darin besteht, daß ihr Keimprotoplasma minder wasserhaltig ist, als das aller übrigen Thiere. Doch ich habe mich noch über das Wort „Merulaten" zu äußern. Wie Häckel für ein bestimmtes Keimstadium das Wort Gastrula, ich für zwei folgende Keimstadien die Worte Neurula und Chordula als kurze Bezeichnung gewählt habe, so möchte ich für das Keimstadium, in welchem die Urwirbelplatte in Urwirbel aufgelöst wird, den Namen Merula (von μέρος, das Theilstück) vorschlagen. Um der Verschiedenheit der Merulaformen gerecht zu werden, will ich, nach dem Vorgange der für die Gliederthiere gebräuchlichen Bezeichnung von „homonom- und heteronom segmentirt" die Merula des Amphioxus (Fig. 62, pag. 399) Homomerula, die der übri-

gen Wirbelthiere Heteromerula nennen. Die erste ist die Fortentwicklnng der Macrolordoneurula sulciformis, die letztere die der beiden anderen Macrolordoneurulaformen.

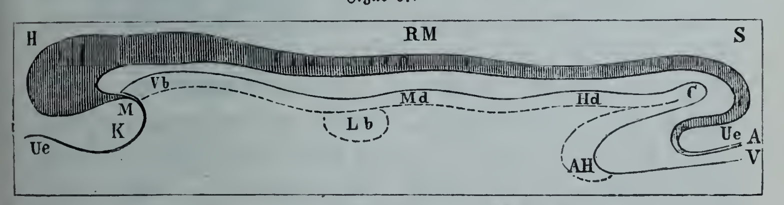
Kopf- und Schwanzkappe.

Es erübrigt jetzt noch, zwei weitere Consequenzen der hohen Wachsthumsenergie der Gebilde des Mesoderms sowie der Neuralfalte bei den Wirbelthieren zu besprechen. Die eine ist die Bildung der Kopf- und Schwanzkappe. Ich benütze zur Demonstration für den minder eingeweihten Leser eine His'sche Abbildung (Fig. 67), die einen Längsschnitt in der geocentrischen Ebene durch einen Hühnerembryo schematisch darstellt. Er zeigt, wie durch die starke Längsstreckung der Axengebilde (Neuralfalte, Primitivstreif, Chorda) am Kopf- und Schwanzende (H und S) Hervorstülpungen des Exoderms erfolgen, welche die Fläche der Eikugel überragen. Aus der vorderen Vorstülpung entsteht Kopf und Hals, aus der hinteren der Schwanz, beides Gebilde, die für die Ontogenese der Wirbelthiere durchaus charakteristisch sind und eine gewisse Homologie zwischen vorderem und hinterem Leibesende der Wirbelthiere begründen, auf die schon längst aufmerksam gemacht wurde. Ueber die Mechanik der Bildung der beiden Fortsätze will ich mich hier nicht weiter verbreiten und nur gegen die His'sche Schilderung das bemerken, daß er nicht genau unterscheidet, von welchem Theil der Keimscheibe der active Wachsthumsdruck ausgeht, ich verlege denselben in die Neuralfalte und die Chorda.

Bildung der Kiemenbogen.

Eine weitere Consequenz, die wieder ganz charakteristisch für die Wirbelthiere ist, besteht in der Bildung der Kiemen-

Figur 67.



Schematischer Längsschnitt des Hühnerembryo nach His. H) Die Kopfkappe. RM) Rückentheil der Leibeswand. S) Die Schwanzkappe. M) Mundbucht. Ue) Uebergang der Leibeswand in das Amnion. Vb) Vorderdarm. Md) Mitteldarm. Hd) Hinterdarm. C) Cloake. AH) Allantois. Lb) Leber.

bogen. Ich finde die Ursache derselben in Folgendem: Wenn die Chorda und die Neuralfalte die Kopfkappe gebildet haben, verlängert sich dieselbe unter dem Drucke dieser Gebilde immer mehr, und so gelangen endlich auch die vordersten Urwirbel in die Kopfkappe zu beiden Seiten der Mundbucht hinein. Sie sind so in die Lage gebracht, zu frei vorwachsenden, die Mundbucht umkreisenden Zapfen, den Kiemenbogen, zu werden.

Bildung der Gliedmaßen.

Eine dritte Consequenz des gesteigerten Wachsthums im Mesoderm ist, daß die Wirbelthiere nie mehr als zwei Paar Gliedmaßen entwickeln. Wie His, meiner Ansicht nach mit Recht, hervorhebt, sind sie eine Consequenz der Faltenbildung der Kopf- und Schwanzkappe. Jederseits, wo das diese Kappen überziehende Exoderm mit einer nach außen breiter werdenden Falte in den Theil des Exoderms übergeht, welcher die Seiten des Embryos überzieht (siehe Fig. 68 ex), ist ein günstiger Ort für eine Ansammlung von Mesodermzellen. Sie gelangen dort in eine Art Sackgasse und in eine gewisse selbstständige Position gegenüber den die Längsmuscularis bildenden Mesodermzellen, und so wachsen sie jetzt nach zwei Richtungen aus: centrifugal, das Exoderm vor sich herstülpend, als Gliedmaße, centripetal als Schultermuskel- und Beckenmuskelring.

So haben wir jetzt eine ziemlich lückenlose Kette morphogenetischer Consequenzen von der pag. 302 skizzirten chemisch-physikalischen Beschaffenheit des vertebratogenen Keimprotoplasmas bis zum Auftreten der Kiemenspalten und des doppelten Gliedmaßenpaares. Wir wollen uns jetzt nur noch einen Augenblick mit einer Differenz in der Ontogenese des Vertebratenstammes, welche die Systematik längst zur Zweitheilung benützt, beschäftigen, nämlich der Differenz zwischen anamnischer und amniotischer Entwicklung: erstere charakteristisch für die Fische und Amphibien, letztere für Sauropsiden und Säuger. Die Bildung des Amnion besteht bekanntlich darin, daß sich der Embryo der Amnioten durch

Bildung des Amnion.

eine ihn ringförmig umziehende Falte (Fig. 68, G) von dem übrigen Theile der Keimblase abschnürt und außerhalb dieser Thalfalte sich eine Bergfalte (Af′, Af″) entwickelt, welche von allen Seiten über den Embryo her wächst, um sich über ihm zusammenzuschließen und ihn so in eine eigene Blase, das Amnion, einzukapseln.

Figur 68.

Embryo des Huhnes zwischen zweitem und drittem Bebrütungstag von oben gesehen, 20 mal vergrößert nach His. H) Gehirn. A) Augenblase. Gh) Gehörblase. ex) Stelle, wo die Flügel entstehen. Hz) das durchscheinende s-förmig gebogene Herzrohr. Uw) Urwirbel. Af u. Af″) Amniosfalte. G) Rinne zwischen Embryo und der sich erhebenden Amniosfalte. Uwp) Urwirbelplatte.

Mechanische Ursachen derselben.

Ich bespreche diesen Fall noch, weil hiebei die morphogenetische Wirkung der Erdschwere noch einmal, und zwar in eigenthümlicher Weise in Erscheinung tritt. Die Bildung des Amnion beruht zunächst auf dem Mißverhältniß der Größe des Embryo zur Größe der Dotterkugel. Dies hat zur Folge, daß der Embryo der als kleines Scheibchen auf dem geocentrifugalen Pol der großen, mit flüssigem Material gefüllten Keimblase liegt, diese Blase durch sein Gewicht vor sich her eindrückt, sobald die Spannung der Keimblase diesen Druck nicht mehr pariren kann: also Wirkung der Erdschwere. Bei den Anamnien kann dies nicht stattfinden, da die Keimscheibe einen so großen Theil der Keimblase bildet, daß von einem Einsinken der ersteren in den Restheil gar keine Rede sein kann, worüber ein Blick auf

den Keim der Unke (Fig. 63, pag. 400) belehrt. Auf welcher Eigenschaft des Keimprotoplasmas beruht mithin die Amniotogenese? Bei den Sauropsiden auf der ungeheuren Masse von Nahrungsdotter gegenüber dem winzigen, im Keimfleck enthaltenen Bildungsdotter; bei den Säugethieren, deren Eier bekanntlich gar keinen gesonderten Nahrungsdotter besitzen, darauf, daß das Ei sich im Mutterleib entwickelt und die Keimblase sofort durch die hieraus entspringende Materialzufuhr sich so stark und anhaltend ausdehnt, daß bis zur Zeit, in der der Embryo das Merulastadium erreicht hat, ein ähnliches Größenmißverhältniß zwischen Embryo und Keimblase eingetreten ist, wie bei den Sauropsiden.

Stuttgart, Mitte Januar 1876.

Achtzehnter Brief.

Anthropogenesis.

Die Menschwerdung ist und bleibt das anziehendste Problem der Entwicklungsgeschichte. Ich habe mich über dieselbe bereits mehrfach, und zwar nach beiden Seiten, nach der somatogenetischen*) und nach der psychogenetischen**) geäußert und will deshalb das Thema nicht ausführlich besprechen, sondern nur das früher Gesagte in denjenigen Richtungen ergänzen, welche durch die in den bisherigen Briefen aufgestellten Gesichtspunkte gegeben sind, und zwei der citirten Publicationen noch einmal zum Abdruck bringen, da sie an wenig zugänglicher Stelle erstmals erschienen sind.

Die spezifischen Geruchsstoffe.

Die erste Frage in dieser Richtung ist die: **Wodurch unterscheidet sich das anthropogene Keimprotoplasma von dem anderer Säugethiere?**

Bei dieser Frage sind die Schwierigkeiten erheblich größer, als bei den bisher behandelten. Einmal gibt uns die Chemie lediglich keinen Aufschluß über besondere, dem Menschen eigenthümliche Stoffe, mit der einzigen Ausnahme,

---

*) Das Laufenlernen der Kinder. Naturwissenschaftliches Beiblatt der „Neuen freien Presse" vom 22. und 29. Oktober 1868. — Die Menschwerdung des Säuglings l. c. 19. Mai und 2. Juni 1870. — Sitzungsbericht der Anthropologenversammlung zu Stuttgart 1872, pag. 25.

**) Ursprung der menschlichen Sprache, Ausland 1867, pag. 995, 1046, 1118; 1870 Nr. 16. — Die Entwicklung der Seele, Ausland, 1871, pag. 981 und 995. — Die moderne Gesellschaft, Ausland 1875, pag. 18 und 39.

daß der Mensch, geradeso wie jede andere Thierart und Pflanzenspecies, einen oder mehrere ihm ganz ausschließlich zukommende Geruchsstoffe besitzt. — Dies zeigt sich in der specifischen Ausdünstung der Thiere, dann im specifischen Geruch ihres Kothes, des mit Schwefelsäure behandelten Blutes und dem starken specifischen Geruche gewisser Thiere (Moschusthier, Zibeththier, Biber, marderartige Thiere ꝛc.), der den Absonderungsproducten bestimmter Exodermdrüsen anhängt, bei den Pflanzen am intensivsten als Blüthengeruch. Wir müssen jedoch, trotz der außerordentlich geringen Kenntnisse, die wir von diesen specifischen Geruchsstoffen besitzen, etwas länger bei ihnen verweilen, denn gerade am Menschen lassen sich Dinge beobachten, die unsere Neugierde auf diese Geruchsstoffe lenken. Die Thatsache, daß ein Hund mit voller Bestimmtheit die Witterung seines Herrn von der aller anderen Menschen d. h. ebenso bestimmt unterscheidet, wie die Menschen unter einander sich mit dem Blick an den morphologischen Details, namentlich des Gesichtes, erkennen, gibt uns nicht blos eine Vorstellung von der erstaunlichen Modificationsfähigkeit dieser Geruchsstoffe, sondern drängt uns auch die Vermuthung fast unabweisbar auf, daß diese Geruchsstoffe mit der morphologischen Beschaffenheit ihres Trägers in einem innigen Causalzusammenhange stehen, und zwar daß *sie* es sind, auf denen die Vererbung der *speciellsten* Charaktere, d. h. die von *Individuum*, *Varietät* und *Species* beruhen. Wir haben nun zwar lediglich keine Vorstellung, wie sich die Beimischung solcher Geruchsstoffe oder der sie erzeugenden Verbindungen zum Keimprotoplasma morphologische Geltung verschafft, allein ein gewisses Bindeglied gibt uns ihr physiologisches Verhalten als Sinnesreize.

Die Geschmacks- und Geruchsstoffe als Sinnesreize.

Gegen die physikalischen Reize (Licht, Schall, Wärme, mechanische Bewegung) reagiren die Thiere außerordentlich monoton, am meisten Specifität zeigt unter ihnen noch das Verhalten gegen die verschiedenen Farben und Töne, dagegen herrscht in dem Verhalten gegen chemische Reize, d. h. gegen

Geschmacks- und Geruchsstoffe, eine so weitgehende Specifität, daß beim Menschen kaum zwei Individuen in ihrem Verhalten völlig übereinstimmen. Dies ist nur verständlich, wenn wir es mit der Specifität der in dem Thier selbst enthaltenen Geschmacks- und Geruchsstoffe zusammenhalten, oder, wie ich mich in meinen Vorlesungen über Psychogenesis ausdrückte, an die chemische Beschaffenheit der Thierseele appelliren.

Ueberhaupt möchte ich hier folgenden, für die Detailforschung gewiß nützlichen Gedanken aussprechen:

Systematische Bedeutung der Protoplasmabestandtheile.

Um die Vererbungslehre ernstlich in Angriff zu nehmen, müssen wir möglichst genau die systematische Bedeutung der verschiedenen in Thieren und Pflanzen vorkommenden chemischen Verbindungen feststellen, und zwar etwa so:

1. Generelle Bedeutung, d. h. allgemeines Vorkommen im ganzen organischen Reich, haben nur wenige Stoffe, einige Albuminate und Salze;

2. regnale Bedeutung, d. h. Vorkommen entweder nur im Thierreich oder im Pflanzenreich, haben einige Albuminate, gewisse Fette und Kohlenhydrate, sowie Salze;

3. typische Bedeutung, d. h. Vorkommen nur bei bestimmten Thier- oder Pflanzentypen, haben gewisse Albuminoide und Glucoside, z. B. Chitin ist typisch für Gliederthiere, Chondrigen, Collagen ꝛc. typisch für Wirbelthiere;

4. noch engere Bedeutung haben gewisse krystallisirbare organische Verbindungen, namentlich die Alkaloide, deren Vorkommen auf bestimmte Gruppen, Familien oder Gattungen beschränkt ist, worüber wir vorzüglich in der Botanik treffliche Beispiele haben. Bei den Thieren gehört hieher z. B. das von Schreiner dargestellte krystallisirbare Melolonthin der Maikäfer. Auch gewisse Fettsäuren scheinen in die Gruppe generischer oder familiärer Verbindung zu gehören, wie die Cerotinsäure, Cethylsäure ꝛc.

5. Endlich specifische bis individuelle Bedeutung haben die Geschmacks- und Geruchsstoffe.

Da die pflanzlichen Stoffe in Folge der damit verbun-

denen praktischen Interessen unendlich viel genauer untersucht sind als die thierischen, so wird ein solcher Versuch noch am Ersten bei ihnen auszuführen sein und auch am Ersten Aufschluß darüber geben, welcher Zusammenhang zwischen chemischer Mischung und Vererbung eines bestimmten morphologischen Aufbaues besteht. So z. B. könnte die bisher ganz unerklärte Blattstellung, welche, wie die Botaniker mit Recht sagen, durch die Darwin'sche Selectionstheorie direct nicht erklärt werden kann, auf der Anwesenheit von richtunggebenden chemischen Verbindungen beruhen. Selbst den Fall vorausgesetzt, daß die Ergebnisse negativ ausfallen, wäre eine solche chemische Classification, zunächst der Pflanzen, die von obigem Gesichtspunkte aus unternommen würde, sicher von großem Werth für die Vererbungslehre, allerdings nur dann, wenn die Zusammenstellung nicht gedankenlos geschieht. Die Thatsache, daß eine und dieselbe chemische Verbindung in systematisch weit getrennten Organismen vorkommt, z. B. das Haemoglobin der Wirbelthiere auch bei einigen Schnecken und das Chondrigen der Wirbelthiere im Mantel der Tunikaten, der Lederhaut der Holothurien und im Leibe der Brachiopoden, spricht nicht nothwendig gegen meine Auffassung, da es sich nicht um den einzelnen Stoff, sondern um die Gesammtzusammensetzung handelt.

Wenden wir uns nach diesem Excurs zu unserer Aufgabe betreffs der Anthropogenesis zurück. Ich sagte, dieselbe sei von besonderer Schwierigkeit; den einen Grund haben wir besprochen, der zweite ist der, daß die Keimesgeschichte des Menschen in ihren Anfangsstadien fast gar nicht bekannt ist, die jüngsten Embryonen, die man kennt, sind in ihrer Entwicklung bereits über die wichtigsten Stadien hinaus, wir sind also genöthigt, Rückschlüsse zu machen, was immer schwierig ist. Machen wir dessen ungeachtet einen Versuch.

Das anthropogene Keimprotoplasma ist ein Megistoneuruligenes.

Die frühesten bis jetzt bekannten Unterschiede zwischen der Keimesgeschichte des Menschen und der anderer Säugethiere beziehen sich auf zwei Punkte: 1. die Mächtigkeit des Hirnabschnittes der Neuralfalte, welcher ich damit zum

Ausdrucke verhelfen möchte, daß ich die allerdings noch nie gesehene Neurula des Menschen eine Megistoneurula*) nennen will; 2. die geringe Entwicklung des Schwanzes im Verhältniß zum Kopfe, woraus ich schließen möchte, daß die Schwanzkappe relativ später auftritt als die Kopfkappe und von Anfang an kleiner ist als die letztere. Diese beiden Unterschiede laufen übrigens schließlich auf einen hinaus, denn das letztere ist, wie leicht ersichtlich, die Consequenz des ersteren. Wir haben gesehen, daß es die Neuralfalte ist, welche den Embryonalzellen des Mesoderms ihre Verschiebungsbahn anweist und daß die Bahn durch zwei Straßen jederseits der Falte vom Schwanzende zum Kopfende markirt ist. Bei dem Massenverhältniß von Kopf- und Schwanzkappe handelt es sich nun um Folgendes: Der Einmarsch der Mesodermzellen erfolgt vom Schwanzende (siehe Fig. 66, pag. 414) und der Strom geht nach dem Kopfende, so daß die Kopfkappe stets zuerst auftreten muß; die Schwanzkappe entsteht offenbar erst dann, wenn die Verschiebung der Mesodermzellen gegen das Kopfende hin auf größere mechanische Hindernisse stößt als die Vorstülpung des Exoderms zur Schwanzkappe, die ich mithin als das Ergebniß einer Rückstauung des capitipetalen Stromes der Mesodermzellen auffasse. Eine solche Rückstauung muß nun offenbar umso später eintreten, je größer der verfügbare Raum für die Mesodermzellen am Kopfende ist, und der steht offenbar in geradem Verhältniß zur Größe des cerebralen Theiles der Neuralfalte, muß also beim Menschen am größten sein. So kommen wir zu dem Resultat, das Charakteristische des anthropogenen Keimprotoplasmas liege darin, daß es ein megistoneuruligenes sei.

Discorrelation von Kopfkappe und Schwanzkappe.

Bei der nächsten Frage, worauf die Megistoneurulation beruhe, kommen wir auf die pag. 400 gegebene Darlegung von dem Unterschiede zwischen micro- und macroneuruligen; wir fanden denselben in der Abnahme der Verschieblichkeit,

---

*) Von μέγιστος der größte.

in der Zunahme der Empfindlichkeit gegen die Ursachen der Gewebsdifferenzirung und der Zunahme der Differenz der Wachsthumsenergie zwischen Peripherie und inneren Theilen, wir hätten es mithin bei dem anthropogenen Keimprotoplasma einfach mit einer quantitativen Zunahme einiger wesentlich physikalischen Protoplasmaeigenschaften zu thun, und es erhebt sich jetzt nur die Frage, ob die Megistoneurulation ein ausreichender Factor für die weiteren morphologischen Schicksale des Menschenkeimes ist.

Geocentripetie des Blutes.

Eine unleugbare Consequenz der Megistoneurulation ist erstens eine stärkere Gefäßentwicklung im Kopftheile mit größerer Weite der zuführenden Schlagadern, was zusammen mit der größeren Masse von Embryonalzellen ein dauerndes Uebergewicht des Kopfwachsthums gegenüber dem Schwanzwachsthum garantirt (Discorrelation des Wachsthums). Hiezu gesellt sich nun ein bisher nicht besprochener Einfluß der Erdschwere, der in gleicher Richtung wirkt. Bei allen Amnioten tritt die Kopfkappe früher auf als die Schwanzkappe (vergleiche Fig. 68, wo die erstere vorhanden ist, die zweite noch fehlt), so daß zur Zeit der Amniosbildung die Kopfhälfte schwerer ist als die Schwanzhälfte, weshalb die Gastralaxe, die vorher wagrecht lag, am Kopfpol sich senkt, der Embryo vorn überkippt und sich köpflings in die Keimblase einsenkt, den Steiß in die Höhe reckend. Da um diese Zeit der Wirbelthierembryo bereits einen Kreislauf besitzt, so kommt der Umstand zur Wirkung, daß das Blut in geocentripetaler Richtung leichter sich bewegt als in geocentrifugaler Richtung, was bei der tieferen Lage des Kopfes einen weiteren Wachsthumsüberschuß für letzteren bedingt, da die Wachsthumsintensität in geradem Verhältnisse zur Stärke der Durchblutung steht.

Kopfstellung des Menschenembryos.

Allerdings erfreuen sich, wie eben gesagt, alle Amnioten dieser Begünstigung des Kopfwachsthums, allein der Menschenkeim unterscheidet sich von den Keimen aller übrigen Amnioten dadurch, daß er die Wachsthumsvortheile der Kopfstellung während des ganzen Fötallebens genießt, die

übrigen nicht. Dies ist, wie ich bereits anderwärts*) ausgesprochen habe, eine Folge der differenten Orientirung des mütterlichen Organismus.

Sobald der Embryo eine gewisse Größe erreicht hat, ist er gezwungen, seine Längsaxe in gleiche Lage mit der Längsaxe des Fruchthälters zu bringen, weil der Raum in jeder anderen Richtung beschränkter ist. Bei den vierfüßigen Thieren liegt die Längsaxe des Fruchthälters wagrecht, bei dem aufrechtstehenden Menschen dagegen senkrecht. Während also die Kopfstellung des Embryos bei den ersteren wieder in die ursprüngliche wagrechte Lage übergeführt wird, bleibt der menschliche Keim dauernd in der das Kopfwachsthum begünstigenden Kopfstellung, worüber wir uns jedoch noch etwas genauer orientiren müssen.

Am raschesten muß die wagrechte Zwangsstellung des Embryo bei denjenigen Vierfüßlern eintreten, deren Fruchthälter schlauchförmig ist, und das ist bei den meisten Säugethieren der Fall. Bei den Menschen ist der Fruchthälter zwar nicht völlig kuglig, aber die Längsaxe übertrifft den queren Durchmesser nicht sehr viel, deshalb hat der Embryo relativ viel länger die Freiheit, seine Kopfstellung, die durch das größere Gewicht des Kopfes gegeben ist, auch dann zu behaupten, wenn die Mutter wagrecht liegt. Erst wenn der Embryo sehr bedeutend herangewachsen ist, muß sich seine Orientirung mehr nach der des Mutterkörpers richten, so daß er die Kopfstellung nur bei aufrechter Stellung der Mutter behaupten kann, was aber immer noch ein bedeutender Vortheil gegenüber den Embryonen der vierfüßigen Thiere ist. Allerdings hat man in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft noch mit einem weiteren Factor, nämlich den Fötalbewegungen, zu rechnen. So lange diese noch wenig energisch sind und der verfügbare Raum noch groß ist, werden sie wenige und nur sehr vorüber-

Abnorme Steißlage tritt erst spät auf.

*) Sitzungsbericht über die dritte Anthropologen-Versammlung zu Stuttgart.

gehende Modificationen der Kindsstellung hervorbringen können, dagegen ist gar keinem Zweifel unterworfen, daß später ziemlich häufig eine definitive Lage mit dem Steiß nach abwärts sich ausbilden kann („Steißlage" der Geburtshelfer), und ein solcher Embryo befindet sich nun bezüglich seines Kopfwachsthums in einer ungünstigeren Lage als der eines Vierfüßers, von der ich auch glaube, daß sie zum morphologischen Ausdruck kommt. Ich möchte nicht blos die eigentlichen Mikrocephalen und Submikrocephalen für die Producte einer verkehrten Kindslage halten, sondern auch noch die so häufig vorkommenden nicht pathologischen Kleinköpfe auf diesen Umstand zurückführen. Warum trotz alle dem das Kopfwachsthum des Menschenkindes auch im ungünstigsten Falle relativ das jedes anderen Säugethieres übertrifft, liegt einmal darin, daß dasselbe schon im allerersten Anfang (im Neurulastadium) größer ist, dann darin, daß der Embryo wegen der kugligen Gestalt des Fruchthälters sehr spät in Zwangsstellung kommt, und endlich darin, daß die Kindsbewegungen eine Steißstellung erst in der letzten Zeit des Fötallebens, also erst dann bewerkstelligen können, wenn das Uebergewicht des Kopfes schon ein sehr bedeutendes, also nicht mehr erheblich rückgängig zu machendes ist, um so mehr, als mit dem baldigen Eintritt der Geburt der in den beiden Kindsstellungen gegebene Unterschied ohnedem wegfällt.

Eigenthümlichkeit der postfötalen Entwicklung des Menschen.

In meinen Aufsätzen „Die Menschwerdung des Säuglings"*) und „Das Laufenlernen der Kinder"*) habe ich die Entwicklung des Menschen auch in ihrem postfötalen Theile verfolgt und dargethan, daß die geocentrische Differenzirung mit dem Austritte des Kindes aus dem Leib der Mutter noch nicht abgeschlossen ist, daß vielmehr das Menschenkind eine *postfötale Entwicklung* durchläuft, *die grundverschieden ist von der aller vierfüßigen Thiere.* Während diese die Orientirung, welche sie im

*) Siehe deren Abdruck am Schluß dieses Briefes.

Mutterleibe hatten, nämlich die wagrechte Lage mit dem Neuralpol nach aufwärts, nach der Geburt beibehalten, tritt bei dem Kinde noch eine zweimalige Veränderung der Orientirung ein: Zuerst geht die Kopfstellung über in die wagrechte Lage, aber nicht die des Vierfüßlers mit dem Bauch nach abwärts, sondern in die Lage auf dem Rücken; erst nach Verlauf von fast einem Jahre erfolgt die zweite Aenderung der Orientirung, die senkrechte Aufstellung mit dem Kopfe nach oben. Die morphologischen Wirkungen der Rückenlage habe ich in dem ersten der citirten Aufsätze ausführlich geschildert. In dem zweiten ist die Erlernung des aufrechten Ganges behandelt, namentlich mit Bezug auf die hiezu nöthige Umbildung des Vorderfußskelettes. — Da diese Aufsätze an dem ersten Orte ihrer Veröffentlichung schwer zugänglich sind, so lasse ich dieselben hier noch ein Mal abdrucken, und zwar um so mehr, als wir hier die schon in den früheren Briefen behandelte geocentrische Differenzirung des Thierkörpers von einer neuen Seite kennen lernen. Die mit den Aufsätzen verbundenen praktischen Rathschläge für die Behandlung der Kinder im ersten Lebensjahre harmoniren allerdings nicht mit der rein wissenschaftlichen Tendenz der vorliegenden Schrift, trotzdem glaubte ich, dieselben nicht unterdrücken zu sollen, und zwar deshalb:

Wichtigkeit der Morphogenesis.

Es ist schon oft beklagt worden, daß die Physiologen vom Fach sich so wenig um die Morphologie bekümmern. Der Physiologe C. Ludwig hat nun darauf die Antwort gegeben: „Die Morphologie sei ohne wissenschaftliche Berechtigung, höchstens eine künstlerische Spielerei.“ Andere Morphologen haben diesem kaum qualificirbaren Ausspruch gegenüber die wissenschaftliche Berechtigung der Morphologie vertheidigt. Dem möchte ich nun noch das hinzufügen, daß sie auch eine hohe praktische Bedeutung für die Diätetik hat, daß also die im Dienste der Medizin arbeitenden Experimentalphysiologen allen Anlaß hätten, die Morphologie nicht blos zu

respectiren, sondern an der Lösung ihrer Probleme sich zu betheiligen.

Trotzdem daß der Aufsatz über die Menschwerdung des Säuglings später publicirt wurde als der über den aufrechten Gang, setze ich ihn, weil er ein früheres Entwicklungsstadium behandelt, vor den anderen.

Die Menschwerdung des Säuglings.

(Abdruck aus dem naturwissenschaftlichen Beiblatte der „Neuen freien Presse" vom 19. Mai und 2. Juni 1870.)

Die Menschwerdung des Säuglings.

In den Abendblättern Nr. 1489 und 1496 der „Neuen Freien Presse" (1868) wurde versucht, aus der Darwin'schen Lehre einige praktische Folgerungen für die Kindererziehung zu bieten. Die Erlernung des aufrechten Ganges ließ sich mit Leichtigkeit auf sehr einfache und natürliche Weise demonstriren. Weitere Beschäftigung mit der so hochinteressanten Frage der Menschwerdung hat mich auch für die Säuglingsperiode, die der Erlernung des aufrechten Ganges vorausgeht, einige zwar einfache, aber, wie mir scheint, sehr beherzigenswerthe Vorschriften gewinnen lassen, die ich sammt ihrer wissenschaftlichen Begründung als Ergänzung zu jenen Erörterungen den geneigten Lesern dieses Blattes vorlegen will.

Der Erörterung über das Laufenlernen lag die Thatsache zu Grunde, daß der Mensch einen angeborenen Klettertrieb besitzt, zu dessen Befriedigung ihm zwar eine wohl ausgebildete Kletterhand zur Verfügung steht, daß aber der Fuß vom anatomischen Standpunkte ein verkümmertes Kletterwerkzeug ist, das seinen Dienst zu dieser Art von Ortsbewegung versagt. In Folge dieses Sachverhaltes muß das Kind bei seinen Kletterversuchen auf halbem Wege — stehen bleiben, und die Folge dieses Stehens ist dann eine Umbildung des Fußes, die ihn befähigt, später auch ohne Zuhilfenahme der Hände zu stehen.

Mit Recht wird man nun fragen: Warum braucht das Kind von seiner Geburt an gerechnet 8 bis 10 Monate, bevor es den ersten Schritt zur Erlangung seiner Menschenwürde mit der Gewinnung des aufrechten Ganges thun kann? Läßt sich nicht eine Abkürzung dieser Zeit bewerkstelligen und wäre eine solche zweckmäßig?

Späte Erlernung des aufrechten Ganges.

Zur Beantwortung dieser Frage ist zuerst der Zustand, in welchem das Kind geboren wird, in's Auge zu fassen, und dann müssen die Veränderungen betrachtet werden, die beim Säugling vor sich gehen, bis er die ersten Versuche zum Aufrichten seines Körpers machen kann.

Bezüglich des ersten Punktes orientirt der Satz: Bei seinem Eintritt in die Welt hat der Mensch durchaus den Bau eines vierfüßigen Thieres, nämlich:

Das neugeborene Kind ist Quadrupede.

Erstens sind Arme und Beine fast gleich lang, die Längenverhältnisse sind etwa so wie beim Hunde, wo das Hinterbein ein klein wenig länger ist als das Vorderbein (sie verhalten sich zu einander ungefähr wie 3 zu 2·7).

Zweitens besitzen die beiderlei Gliedmaßen dieselbe Winkelstellung zum Rumpfe wie beim vierfüßigen Thier, indem Schenkel und Oberarm unter einem sehr spitzen Winkel zur Axe des Rumpfes gegen den Nabel hin convergiren. Diese Stellung ist bei Mensch und Thier bedingt durch die Raumverhältnisse im Mutterleibe, wo die Gliedmaßen zusammengeknickt dem Leibe angeschmiegt werden. Wenn man beim Säugling den Versuch macht, z. B. seinen Fuß so zu strecken, wie es der Erwachsene thun kann, so wird man sich überzeugen, daß dies ohne Gewalt ebensowenig geht, als wenn man dasselbe Experiment mit einem Hunde macht. Auch die Arme leisten der vollständigen Streckung ziemlichen Widerstand, und namentlich wird man sie nur mit Gewalt so ausbreiten können, daß sie wagrecht nach der Seite vom Leibe abstehen. Bei dem Versuche dazu leisten die Brustmuskeln, weil sie zu kurz sind, energischen Widerstand. Auch die Stellung der Arme, wie wir sie beim Greifen in die Höhe einnehmen, ist unmöglich, da hier nicht nur die Brust-

muskeln, sondern auch der breite Rückenmuskel hinderlich in den Weg tritt. Wenn beim Säugling diese Versuche etwas besser gelingen als bei einem Hunde, so ist daran nur die Biegsamkeit des Skelets und seiner Bänder schuld.

Drittens besitzt der Rückgrat dieselbe Biegung wie beim vierfüßigen Thiere, d. h. er beschreibt einen flachen Bogen, dessen gehöhlte Seite dem Bauche zugewendet ist, während beim erwachsenen Menschen nur die Brustwirbelsäule derart gekrümmt ist, die Lende dagegen die entgegengesetzte Krümmung besitzt, d. h. das Kreuz eingezogen ist.

Viertens steht gerade in Folge dieser anderartigen Krümmung der Lende der Hüftknochengürtel unter einem anderen Winkel geneigt gegen die Längsaxe des Körpers, und zwar so, daß die Schoßfuge dem hinteren Ende des Brustbeines näher gerückt ist, als beim Erwachsenen. Sucht man einen Säugling in die Stellung des Erwachsenen zu zwängen, so leisten die Längsmuskeln des Bauches Widerstand. Diese starke Neigung des Hüftknochengürtels gegen den Nabel hin ist mit eine der Ursachen, daß der Säugling seine Beine nicht geradestrecken kann.

Fünftens ist die Brust wie beim vierfüßigen Thiere von der Seite etwas zusammengedrückt, so daß sie nicht flach, sondern leicht dachförmig ist; ein Umstand, der wieder dazu beiträgt, die Abbiegung der Arme vom Rumpfe zu erschweren.

Auf Grund dieses Sachverhaltes, von dem sich jede Mutter an ihrem neugebornen Kinde mit Leichtigkeit selbst überzeugen kann, darf der Anatom mit voller Bestimmtheit den Ausspruch thun: Wenn das Kind unmittelbar nach seiner Geburt ebensoviel Trieb und Fähigkeit zur Ortsbewegung hätte, wie ein neugebornes Thier, so würde es auf vier Füßen gehen wie ein Hund oder ein Affe, und könnte niemals aus eigenem Antriebe den aufrechten Gang erlernen.

Herabminderung des Bewegungstriebes.

Eines der Geheimnisse der Menschwerdung besteht also, wie später noch vollends klar werden wird, in der hochgradigen Herabminderung des Ortsbewegungstriebes, die unter den

Säugethieren ganz ohne Beispiel ist und nur in der Insectenwelt bei Bienen, Ameisen ꝛc., wieder vorkommt. Man bedenke, daß der Mensch mindestens sechs Monate nicht einmal befähigt ist, sich von einer Seite auf die andere zu drehen, während die Vierfüßler entweder sogleich nach der Geburt oder nach wenigen Tagen umhergehen. Wodurch die Herabminderung des Ortsbewegungstriebes hervorgerufen wurde, könnte uns zu einer längeren, nicht uninteressanten Erörterung Anlaß bieten; wir unterlassen sie aber um unserer näheren Aufgabe willen; ich will nur andeuten, daß die Mutterliebe dabei eine Hauptrolle spielt.

Wir wenden uns jetzt zur Erörterung des zweiten Punktes: Welche Veränderungen gehen bei dem Säuglinge während der Periode der Unfähigkeit zur Ortsbewegung vor sich, und welches sind ihre Ursachen?

Folgen der Rückenlage.

Die wichtigsten Veränderungen des Säugethierleibes lassen sich auf den einfachen Umstand zurückführen, daß das Kind auf dem Rücken liegt. Seine ursprüngliche Stellung ist: angezogene Kniee, angezogene, auf die Brust gelegte Arme, gekrümmter Rücken.

am Rumpf,

Das Erste, was geschieht, ist, daß der Lendentheil des Rückgrats unter dem Gewichte des Hintertheiles sich geradestreckt, seine Krümmung bauchwärts verliert; dadurch mindert sich das Angezogensein der Kniee so, daß allmälig die Schenkel in eine rechtwinkelige Stellung zum Rumpfe kommen.

an den Beinen.

Unterstützt wird diese Aenderung noch durch das bedeutende Anschwellen des Bauches — eine Folge der Unthätigkeit bei reichlicher Ernährung. Ist das Bein in rechtwinklige Stellung gebracht, dann fängt das Gewicht desselben an, in Mitwirkung zu kommen, und bald ist jetzt die Gliedmaße in einer Lage, daß die vorher in die Luft ragende Ferse die Unterlage berührt. Hat sich bisher nur der Winkel geöffnet, welchen Rumpf und Schenkel mit einander bilden, so beginnt jetzt durch weiteres Herabsinken auch der Winkel zwischen Oberschenkel und Unterschenkel seine Geradestreckung und die Mutter bemerkt mit Vergnügen, daß die beim Einwickeln des Kindes bisher so hinder-

lichen Kniee sich abflachen. Im fünften Lebensmonate tritt aber eine Verzögerung in diesem Streckungsprocesse ein, weil sich ein neues Hinderniß Geltung verschafft. Der Schenkel hat die größtmögliche Streckung in der Hüftgelenkspfanne erreicht, die Bänder lassen keine weitere mehr zu, und doch ist das Bein noch nicht gerade. Soll dies geschehen können, so muß der Hüftknochengürtel seine Stellung zum Rückgrat ändern, und da er mit diesem unbeweglich verwachsen, so kann dies nur geschehen durch Verwandlung der ursprünglich bauchwärts gekehrten, später abgeflachten Krümmung der Lendenwirbelsäule in die entgegengesetzte, das heißt durch Einziehen des Kreuzes. Daß das schließlich geschieht, verdankt der Säugling wieder dem in der Rückenlage lastenden Drucke des Beingewichtes, und jetzt erst kann das Bein vollständig gestreckt werden. Das ist die Haltung, welche der Mensch auch später bei seiner senkrechten Aufstellung einnehmen muß, und die beste Vorbereitung für den aufrechten Gang ist es, das Kind so lange auf dem Rücken liegen zu lassen, bis ihm diese Haltung zur bequemen, natürlichen geworden, bis es in sie hineingewachsen ist.

An Arm und Brust.

Wir wenden uns jetzt zu den Veränderungen im Bereiche der vorderen Gliedmaßen, der Arme. Anfänglich sind auch sie zusammengebogen und liegen auf der Brust, die Ellbogen stehen in die Luft. Ihr eigenes Gewicht bewirkt sehr bald, daß die Oberarme an den Seiten des Leibes herabsinken und sich neben den Rumpf legen. Dadurch wird ein Zug auf die vom Brustbein zum Oberarm gespannten Muskeln ausgeübt und der Brustkorb verliert seine dachartige Gestalt, er flacht sich ab von vorne nach hinten, wird dagegen breiter durch stärkere Wölbung der Rippen. So verliert die Brust die für das vierfüßige Thier charakteristische Form und erhält die specifisch menschliche. Sind die Oberarme herabgesunken, dann ist auch der Vorderarm in eine andere Lage gebracht, er ruht nicht mehr auf der Brust, sondern steht, da die Biegung im Ellbogengelenke noch fortdauert, in die Luft, und zwar so, daß sein Schwerpunkt

nach Außen fällt. Dadurch werden die Schulterblätter rückwärts zusammengeschoben, das Schlüsselbein stärker belastet und zu stärkerem Wachsthume angeregt, endlich eine Auswärtsrollung des Oberarmes im Schultergelenke bewirkt. Damit ist aber die Stellungsveränderung der Arme noch nicht abgeschlossen. Jede Mutter, jeder Arzt, welcher einmal mit Aufmerksamkeit die Entwicklung eines Säuglings beobachtet hat, wird etwa im fünften Lebensmonate eine auffallende Aenderung in der Haltung der Arme bemerkt haben: das Kind streckt sie wagrecht von sich weg, und zwar nicht blos wenn es liegt, sondern sogar während es aufrecht umhergetragen wird. Was ist die Ursache? Soweit meine Beobachtung reicht, folgende: Sobald der Hüftknochengürtel, von dem anhängenden Bein gezwungen, seine Neigung gegen die Körperaxe ändert, wie oben geschildert wurde, sucht sich die Schoßfuge vom Brustbein zu entfernen und zieht dieses mittelst der zwischen beiden ausgespannten geraden Bauchmuskeln sich nach. Mit dem Herabsteigen des Brustbeines geschieht Zweierlei: einmal wird auch die Schulter nach abwärts gezogen und damit werden die vom Nacken zur Schulter ziehenden Muskeln, welche zur Hebung der Schulter dienen, gespannt; zweitens wird durch das Herabziehen des Brustkorbes die Wölbung der Rippen stärker, die Brust verbreitert sich besonders in ihrem oberen Theile, und dies muß mit Nothwendigkeit die Arme vom Leibe wegdrängen in eine zum Rumpfe rechtwinkelige Stellung. Oeffnet sich jetzt auch die Ellbogenbeuge, so ist das Kind mit seinen Armen in eine Lage gekommen, welche kein vierfüßiges Thier nachahmen kann und welche, wenn sie ihm einmal natürlich und bequem geworden ist, jede Möglichkeit abschneidet, mit Erfolg zur vierbeinigen Gangart überzugehen. Wir müssen uns das übrigens noch etwas genauer betrachten. Oben erwähnten wir die Auswärtsrollung des Oberarmes. Dieser muß natürlich auch der Vorderarm folgen, da der eine seiner Knochen im Ellbogen so mit dem Oberarm verbunden ist, daß keine Rollung um die eigene Axe

möglich ist. Wir können uns das am Besten an der Hand deutlich machen. Wenn das neugeborne Kind bei angezogenen Armen eine Faust macht, so sind die Däumchen beider Hände einander zugekehrt, der kleine Finger bildet den äußeren Rand; öffnet es die Faust, so ist die Handfläche nach abwärts, der Handrücken kopfwärts gewendet. Das ist die Stellung beim vierfüßigen Thiere. Ist dagegen die erwähnte Rollung im Schultergelenke eingetreten, so sehen bei gleicher Haltung die Daumen kopfwärts, die Handflächen sind einander zugewendet und der Handrücken sieht nach Außen, also alle Beugungsebenen der Finger sind so verändert, daß sie mit der ursprünglichen einen rechten Winkel bilden.

Die letzte Epoche in der Stellungsveränderung der Arme tritt ein, wenn das Kind herumgetragen wird, dann sinken die wagrecht vom Leibe abstehenden Aermchen wieder herunter, und damit sind die Beugungsebenen der Finger und der Hand abermals verändert. Knickt nämlich jetzt das Kind seine Arme ein, so ist nicht mehr der Handrücken gegen das Gesicht gewendet, auch nicht mehr der Daumenrand, sondern die Hohlhandfläche, die Beugungsebene der Finger ist also abermals um einen rechten Winkel gedreht und der Totaleffect ist folgender: Während beim vierfüßigen Thiere der Arm mit allen seinen Abtheilungen in der Stellung fixirt bleibt, in welcher ihn das Thier zur Welt bringt, wird beim Menschen die Beweglichkeit aller Hauptabtheilungen dergestalt erhöht, daß die Hand von der ursprünglichen Stellung mit dem Handrücken gegen das Gesicht alle Stellungen einnehmen kann bis zur entgegengesetzten, nämlich mit der Hohlhand gesichtwärts — eine Beweglichkeit, die selbst dem gewandtesten Affen mangelt*).

---

*) Als Ergänzung, beziehungsweise Berichtigung dessen, was hier über die Veränderung der Vordergliedmaßen gesagt ist, füge ich bei: 1. daß eine gewisse Auswärtsrollung des Oberarmes auch bei den vierfüßigen Thieren erfolgt, 2. daß der größte Theil der Stellungsveränderung der Hand auf Rechnung einer bedeutenden Erhöhung der Beweglichkeit des Radius kommt.

Im Bisherigen wurde die Thatsache festgestellt, daß das Kind bei seiner Geburt die Körperproportionen, die Körperhaltung und Körperform eines Vierfüßlers besitzt und daß in den ersten Lebensmonaten diese Charaktere sich größtentheils verlieren, mit alleiniger Ausnahme des Längenverhältnisses der beiden Gliedmaßen, welches sich erst nach gewonnener aufrechter Stellung zu menschlichem Ebenmaße gestaltet.

Jetzt sollen die mit den gestaltlichen Aenderungen verlaufenden Umwandlungen in der Bewegungsart des Säuglings besprochen werden.

Physiologische Differenzirung von Arm und Bein.

Die Grundlage dieser Erörterung bildet der Satz: Der Mensch ist unmittelbar nach seiner Geburt ein Kletterthier, denn: einmal besitzt er nicht nur eine Greifhand, sondern auch einen Greiffuß. Bei Untersuchung des Vorderfußes gewahrt man nämlich, daß die große Zehe, fast genau so frei beweglich ist, wie der Daumen, und von dem Kinde willkürlich den übrigen Zehen opponirt werden kann, und zwar so vollständig wie bei einem Vierhänder; was aber diesem gegenüber einen Unterschied bedingt, ist daß die Zehen verkürzt, gewissermaßen verkümmert sind. — Für's zweite sind die ersten Gliedmaßenbewegungen des Säuglings Greifbewegungen mit Händen und Füßen. Namentlich lehrreich ist das Letztere. Die Zehen vollführen bei einem auf dem Rücken liegenden wachen Säugling anfangs ganz energische Greifbewegungen, wobei die große Zehe den übrigen opponirt wird. Weiter fällt die Gleichzeitigkeit der Arm- und Beinbewegungen auf, und zwar sind sie genau so tactmäßig wie bei einem vierfüßigen Thiere, etwa einem trabenden Hunde. Nie wird man ein neugeborenes Kind die Arme bewegen sehen, während die Beine ruhen, oder umgekehrt; immer zappeln Arme und Beine zugleich.

Diese Erscheinungen verändern sich in den ersten Lebensmonaten in folgender Weise: So lange das Kind auf dem Rücken liegt, stellt sich eine wesentliche Verschiedenheit in

den Bewegungen von Arm und Bein ein. *Einerseits* sind die Greifbewegungen der Füße gegenstandslos, es wird dem Kinde nichts geboten, was es mit den Füßen fassen könnte. Das Auge, wenn einmal das Verständniß für die Außenwelt gekommen, kann weder die Bewegungen der Beine controliren und lenken, noch die Gegenstände wahrnehmen, welche im Greifbereich derselben liegen, und von Seiten der Mutter werden die Bewegungen der Beine gänzlich ignorirt. *Die Folge ist, daß der Bewegungstrieb der Beine herabgemindert wird.* Je länger, desto mehr versinken sie in einen Zustand der Unthätigkeit.

Andererseits findet bei den Armen das Gegentheil statt: ihre Bewegungen bringen die Hände in den Sehbereich des Auges, und sobald dies einmal für Eindrücke empfänglich, dann bemerkt man etwas bis dahin Unerhörtes: das Kind bewegt seine Hände spielend und sie mit Wohlgefallen betrachtend, während die Füße im Ruhezustand verharren. So beginnt einmal jene Zusammengewöhnung von Hand und Auge, die später eine so große Rolle spielt, und dann fühlt sich das Kind alle Augenblicke veranlaßt, seine Hände zu bewegen, *wodurch deren Bewegungstrieb eine Steigerung erfährt.* Dem wird neuer Anstoß dadurch gegeben, daß dem Kinde, wenn es an der Brust liegt oder aus seinem Glase trinkt, ein Gegenstand in den Greifbereich seiner Hände gebracht ist, den es bald mit seinen Händchen faßt und mit Behagen bearbeitet, und nach und nach gewöhnt es sich daran, nach Allem zu greifen, was es sieht, und die mit ihrem Kinde spielende Mutter unterstützt das auf jede Weise.

So wird die Solidarität zwischen Arm- und Beinbewegungen, dieses charakteristische Merkmal des vierfüßigen Thieres, immer mehr gelockert und stellt sich schließlich nur noch in den Momenten heftigerer Erregung ein, wobei das Kind mit Arm und Bein zappelt. Es ist nun klar: wenn das Kind kräftig genug geworden, um die ersten Versuche

zur Ortsbewegung machen zu können, wird es sich mehr seiner Arme als seiner Beine bedienen. Daß dem so ist, kann man sich leicht überzeugen, wenn man ein sechs bis sieben Monate altes Kind auf den Bauch legt: Das Kind schiebt sich mit den Händen fort, u. zw. natürlich immer rückwärts, die Beine kommen aus zwei Gründen gar nicht zur Wirkung: einmal sind sie durch ihre Streckung in eine Lage gebracht, daß die Sohlen gar nicht mehr den Boden berühren, das Kind also durch ihre Streckung sich nicht heben kann, sondern in die leere Luft strampelt; dann sind sie unbehilflich und faul geworden aus Mangel an Uebung.

Folgen des Uebergangs zur Bauchlage.

Jetzt kommen wir zu einem anderen Umstande: Wodurch wird das Kind, noch ehe es laufen kann, zur Ortsbewegung veranlaßt? Die Antwort ist einfach: durch die Bauchlage. In den ersten Monaten ist das Kind gewöhnt worden, auf dem Rücken zu liegen, sein Körper hat sich, wie wir sehen, dieser Lage vollkommen angepaßt, und ein Hauptpunkt: die wichtigste Bewegung jedes lebenden Wesens, weil sie keinen Augenblick stillstehen darf, ist die Athembewegung. In der Rückenlage befindet sich nun das Kind für das Athemgeschäft in der allergünstigsten Situation. Seine Brust ist absolut frei und ungehindert, während bei dem auf vier Beinen stehenden Thiere der Brustkorb, an welchem die Vordergliedmaßen befestigt sind, belastet ist *). Sobald man nun das Kind auf den Bauch legt, so hört diese günstige Situation für das Athemgeschäft auf, das Kind fühlt sich beklemmt und sucht sich durch Bewegungen aus dieser Zwangslage zu befreien. Anfangs gelingt das dem Kinde nicht, es schiebt sich, wie schon bemerkt, stets mit seinen Armen nach rückwärts und fängt bald zu schreien an. Später ge-

---

*) Ueber den Werth dieses Umstandes für die Entstehung der menschlichen Sprache siehe den ersten meiner Seite 425 citirten Aufsätze über den Ursprung der menschlichen Sprache.

lingt es ihm, seine Schenkel so weit anzuziehen, daß es mit den Knieen Halt auf der Unterlage gewinnt, und jetzt beginnt das Vorwärtsrutschen. Diese Lage ist insoferne für das Kind erträglicher, als jetzt die starke Rückwärtsbeugung des Kreuzes, bei der das Brustbein gegen die Schoßfuge herabgezogen und der Bauch übermäßig gespannt wird, beseitigt und das Athmen erleichtert ist.

Allein völlig beseitigt ist die Behinderung des Athmens auch jetzt noch nicht, da der Druck der stützenden Arme auf die Brust fortdauert. Hier kommt ihm nun sein Klettertrieb zu Hilfe; sobald sich zwischen ihm und dem Gegenstande seiner Begierde ein Hinderniß erhebt, das es rutschend nicht überwinden kann, dann beginnt jener in meinen früheren Schilderungen erläuterte Kletterversuch, der mit Gewinnung der senkrechten Aufstellung endet und bei dem die große Freibeweglichkeit und Greiffähigkeit des Armes eine sehr wichtige Rolle spielt. So viel Anstrengung nun auch anfangs dem Kinde die senkrechte Aufstellung kostet, so ist sie ihm doch aus zwei Ursachen bald die allerbequemste: einmal hat es seine Beine dabei in der gleichen, ihm so natürlich gewordenen Haltung, wie bei der Rückenlage im Bette, und für's zweite befindet es sich auch für sein Athemgeschäft in einer Situation, welche viel günstiger ist, als bei vierbeiniger Aufstellung.

Praktische Consequenzen.

Was folgt nun aus diesen Betrachtungen für die Behandlung des Säuglings in den ersten Lebensmonaten? Eine höchst einfache Maßregel: man lasse das Kind möglichst ungestört die Rückenlage genießen, damit die durch diese Lage bewirkten Umänderungen in der Körper- und Gliedmaßenhaltung ungestört vor sich gehen können. Zu empfehlen ist, das Kind so zu wickeln, daß die Geradestreckung seiner Beine begünstigt wird, dagegen zu verwerfen:

Erstens das Hinunterbinden der Arme, wodurch deren Bewegungsfähigkeit beeinträchtigt und die Zusammengewöhnung von Auge und Hand verzögert wird. Viele Mütter

werden zu dieser Thorheit dadurch veranlaßt, daß das Kind anfangs mit seinen Händen höchst unzweckmäßige, zuweilen das Füttern hindernde Bewegungen ausführt und oft genug sich mit seinen Nägeln im Gesichte verwundet und dann in's Schreien geräth. Das Letztere verhindert man aber einfach durch öfteres Schneiden der Nägel, und das Kind wird bald genug durch Schaden klug.

Zweitens ist zu verwerfen das zu frühzeitige anhaltende Umhertragen des Kindes in aufrechter Haltung, einer der gewöhnlichsten Fehler sorglicher Mütter. Hiedurch wird dem Einziehen des Kreuzes und der Streckung der Beine ein Hinderniß bereitet. Wohl weiß jede vernünftige Frau, daß man das Kind nicht aufrecht tragen soll, so lange es sich bei dieser Stellung noch zusammenbiegt, allein sie fürchtet dabei nur die seitliche Verkrümmung der Lende, das Schiefwerden. Es kommt nun aber eine Periode, wo das Kind nicht mehr zusammenknickt und einen Katzenbuckel macht, und jetzt hält die Mutter das Herumtragen für erlaubt, ja sogar für zweckmäßig. Das ist ein Irrthum. Schon in den früheren Aufsätzen über das Laufenlernen habe ich hervorgehoben, wie dadurch ein Mißverhältniß im Wachsthum zwischen Rumpf und Beinen bewirkt wird. Ein zweiter Nachtheil ist der, daß der Schenkel sich genau in die Lage eingewöhnt, welche er beim Knierutschen einzunehmen hat, nämlich rechtwinklig zur Körperaxe. Solche Kinder sind der Gefahr ausgesetzt, Rutscher zu werden, und sicher wirkt das auch nachtheilig auf die Erlernung der Sprache, weil das Kind jene Unabhängigkeit der Athembewegungen von den Ortsbewegungen, die es früher gewonnen, zum Theile wieder einbüßt.

Das zu häufige und anhaltende Herumtragen muß auch noch aus einem anderen Grunde widerrathen werden. Untersuchungen, deren erster Abschnitt in Siebold und Kölliker's „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie" zur Veröffentlichung gekommen ist *), haben mir gezeigt, daß Körpertheile,

*) Jäger, über Wachsthumsbedingungen, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 20.

welche wärmer gehalten werden, ein stärkeres Wachsthum erfahren, als andere, minder geschützte. Dies ist nun für den Menschen in mehr als Einer Beziehung von Wichtigkeit.

Die Aufrechthaltung des Rumpfes erfordert eine kräftige Entwicklung der Rückenmuskulatur. Bei der Lage auf dem Rücken wird diese warmgehalten und so im Wachsthum begünstigt, während beim Umhertragen der Rücken auch bei warmer Kleidung lange nicht so vor Abkühlung bewahrt ist. Dasselbe gilt vom Kopfe; eine der hervorragendsten Eigenthümlichkeiten des Menschen ist die starke Entwicklung seines Gehirnschädels bei minderer Entwicklung des Gesichtsschädels. Die Ausbildung dieser Differenz wird durch die Rückenlage des Kindes begünstigt, weil sich der Gehirnschädel in die warmen Kissen vergräbt, während der Gesichtsschädel der Abkühlung ausgesetzt ist. Nicht umsonst trägt der Mensch in der Periode des Wachsthums nur am Gehirnschädel Haare, während der Gesichtsschädel haarlos ist; diesen Wink der Natur möge man befolgen und den Säugling nicht so herumschleppen, wie die Aeffin ihr Junges, das sich an die Mutter anklammert und seine Schnauze in deren wärmendes Fell steckt, während der Hinterkopf der Abkühlung ausgesetzt ist.

Zusatz. Für die Eigenthümlichkeit, daß männliche Kinder vom zweiten Jahre angefangen mit einer gewissen Regelmäßigkeit im Schlaf die Lage auf dem Bauche annehmen, während ich dies bei weiblichen Kindern nie gesehen habe, weiß ich weder Ursache noch Wirkung. Zu behaupten, daß dies die Vorbereitung für die Orientirungsdifferenz der beiden Geschlechter bei der Copula sei, kann nur einem Teleologen einfallen. An dieser Sache scheint mir nur das richtig zu sein, daß das Lustgefühl an diesen Lageunterschied geknüpft ist, denn auch im wachen Zustand sieht man die Knaben, wenn es ihnen wohl zu Muthe ist, sich auf den Bauch legen, während die Mädchen hiebei entschieden die Rückenlage bevorzugen — und zwar in einem

Alter, in dem an geschlechtliche Regungen noch gar nicht gedacht werden kann.

Das Laufenlernen der Kinder.

(Abdruck aus dem naturwissenschaftlichen Beiblatte der „Neuen freien Presse“ vom 22. und 29. Oktober 1868)

Das Laufenlernen der Kinder.

Daß die Hand bei Affe und Mensch übereinstimmend gebildet ist, weiß man lange; Beide tragen eine Greifhand, d. h. der Daumen kann sich den anderen Fingern so gegenüberstellen, daß beide zusammen wie die zwei Theile einer Beißzange wirken. Dies befähigt ein solches Wesen, nicht blos Gegenstände zu ergreifen und sie als Werkzeuge zu gebrauchen, was kein anderes Thier kann, sondern — und darauf kommt es uns jetzt an — auch zum Klettern. Ehe wir übrigens das näher verfolgen, müssen wir uns zuvörderst den Fuß von Mensch und Affe näher besehen.

Vergleich von Orang- und Menschenfuß.

Der Vorderfuß besteht von hinten nach vorn aus drei Abschnitten: eine Gruppe von sieben starken, kaum gegeneinander beweglichen Knochen bildet die Fußwurzel, deren hinteres Ende wir Ferse nennen. An sie schließen sich fünf, in einer Reihe neben einander liegende lange Knochen, die mäßig gegen einander beweglich sind; sie nennt man zusammen den Mittelfuß. Auf sie folgen als dritte Abtheilung die Zehen, von denen je eine mit einem der Mittelfußknochen gelenkig verbunden ist.

Vergleichen wir diese drei Abschnitte bei Orang und Mensch: An der Fußwurzel fällt uns ihre bedeutende Größe und Stärke beim Menschen auf; wir finden das begreiflich, weil sie eben mehr zu tragen hat, wir werden aber unten sehen, wie das zu verstehen ist. Vergleichen wir sie mit der anderer Thiere, die auch auf der Sohle gehen, z. B. Bär, Dachs ꝛc., so finden wir bei Affe und Mensch etwas, was nur ihnen zukommt: die Fußwurzel steht, von vorn betrachtet, nach Wegnahme der Mittelfußknochen in

der Art schief, daß sie nur mit dem äußeren Rande den Boden berührt, während der innere Rand so weit vom Boden entfernt ist, daß man bequem die Hand darunter schieben kann.

Bedeutender sind die Unterschiede bei dem Mittelfuß. Während beim Menschen alle fünf Knochen desselben in einer Reihe neben einander liegen, thun dies beim Affen nur die vier äußeren; der innere, der unserer großen Zehe entspricht, steht so, daß er den anderen ähnlich gegenübergestellt werden kann, wie ein Daumen. Die bisherigen Beobachter dieses Unterschiedes haben nun ganz übersehen, daß, wenn wir die Stellung des Mittelfußes beim lebendigen Geschöpfe betrachten, der Unterschied zwischen Orang und Mensch nicht in der Stellung des Mittelfußknochens der großen Zehe liegt (wie sie wähnten), sondern in einer anderartigen Stellung der drei mittleren Mittelfußknochen. Bei Mensch und Affe berührt das vordere Ende des Mittelfußknochens der großen Zehe den Boden und das hintere Ende steht bei beiden entsprechend der schon berührten Schiefstellung der Fußwurzel in der Luft. Anders bei den übrigen vier: Beim Menschen berühren auch sie sammt und sonders mit dem vorderen Ende den Boden; beim Orang nur der äußerste, d. h. der, welcher die kleine Zehe trägt, die anderen ragen mit ihren Enden in die Luft.

Das wird uns verständlich, wenn wir einen Orang gehen sehen. Er schlägt hiebei seine Finger ebenso ein wie wir, wenn wir eine Faust machen. Wer das mit seiner eigenen Hand nachmacht, wird sich augenblicklich überzeugen, daß es unter diesen Verhältnissen dem Orang unmöglich sein muß, mit dem vorderen Ende seiner Mittelfußknochen den Boden zu berühren, da die Finger dazwischen kommen.

Jetzt bleibt uns noch übrig, von den Zehen zu sagen, daß die des Menschen viel kürzer sind als die des Orang.

Wollen wir also aus dem Vorderfuß eines Orangs

einen Menschenvorderfuß machen, so können wir die Stellung seiner Fußwurzel lassen wie sie ist (wir brauchen ihre Knochen blos stärker zu machen) und auch die des Mittelfußknochens der großen Zehe. Wir haben nur die drei mittleren Knochen des Mittelfußes an ihrem vorderen Ende so niederzudrücken, daß sie vorn den Boden berühren. Damit das geschehen kann, müssen jedoch zuvor die Zehen kürzer gemacht werden; so hat das Thier nicht mehr nöthig, eine Faust zu machen.

Fuß der Neugebornen.

Betrachten wir jetzt den Vorderfuß eines Neugebornen und vergleichen wir ihn einerseits mit dem des erwachsenen Menschen, andererseits mit dem des Orang, so finden wir, daß derselbe eher noch dem des Orang gleicht als dem des Erwachsenen. In der Stellung der Fußwurzel findet kein Unterschied unter den dreien statt, aber sie ist beim Neugebornen gerade wie beim Orang auffallend schwach und unentwickelt. Am Mittelfuß stehen die vier äußeren Mittelfußknochen beim Neugebornen ganz so wie beim Orang. Während nun aber der innere Mittelfußknochen bei Orang und Erwachsenem übereinstimmend mit dem vorderen Ende den Boden berührt, unterscheidet sich der des Neugebornen dadurch von beiden, daß er in gleicher Flucht mit den drei mittleren liegt und so wenig als sie den Boden mit seinem Vorderende berührt.

Von den Zehen ist nur anzumerken, daß sie beim Neugebornen zwar länger sind als beim Erwachsenen, aber auch kürzer als beim Orang.

Machen wir die Sache in der Weise anschaulich: Will man aus dem Fuße eines Neugebornen den eines Orang machen, so hat man nur Einen Mittelfußknochen, den inneren, vorn soweit herabzudrücken, daß er den Boden berührt. Soll dagegen aus ihm der Fuß eines Erwachsenen werden, so hat man 1. statt Einem vier Mittelfußknochen soweit herabzubiegen, daß sie vorn den Boden berühren, und 2. auch noch die Fußwurzel zu stärken. Die Zehen können wir

ignoriren, denn im ersten Falle müssen sie verlängert, im zweiten verkürzt werden.

Welcher der dreierlei Füße ist jetzt am tauglichsten für den aufrechten, d. h. zweibeinigen Gang? Offenbar einmal derjenige, welcher mit den meisten Punkten den Boden berührt. Der des Neugebornen thut dies blos mit dem äußeren Fußrande, der des Orang mit ihm und der Spitze des inneren Mittelfußknochens, bei dem Erwachsenen kommen hiezu noch die Enden der drei mittleren Mittelfußknochen. Also ist der Vorderfuß des Erwachsenen am geeignetsten zum aufrechten Gange, der des Neugebornen am ungeeignetsten. Rücksichtlich der Fußwurzel ist zu bemerken, daß sie bei Orang und Neugebornen sich gleich schlecht zum Zweibeiniggehen eignet wegen ihrer Schwäche. Wir müssen also hervorheben: die anatomische Beschaffenheit des Vorderfußes beim Neugebornen ist noch nicht derart, daß sie denselben zum Gehen auf zwei Füßen befähigt, sie muß zuvor umgeändert werden. Wodurch dies geschieht, werden wir weiter unten erörtern, denn wir haben hier noch was einzuschalten.

Abstammung des Menschenfußes vom Affenfuß.

Schon längst heben die Anatomen die Wichtigkeit der sogenannten Sohlenwölbung für den aufrechten Gang hervor, und mit Recht. Durch sie wird der Vorderfuß zu einem elastischen Gewölbe, auf dessen Scheitel das Schienbein ruht. Mangelte diese Elasticität, so würde uns jeder kräftige steife Schritt eine gefährliche Hirnerschütterung zuziehen. Außerdem besitzt die Gewölbbildung den zweiten Vortheil, daß der Druck des Körpergewichtes auf möglichst viele Punkte vertheilt ist. Indem nun die höheren Affen eine gewölbte Sohle besitzen (durch die Schiefstellung der Fußwurzel), verfügten sie bereits über eine höchst wichtige Vorbedingung für den aufrechten Gang, der keinem anderen Sohlengänger zukommt, mit anderen Worten, der Fuß der menschenähnlichen Affen besaß mehr als jeder andere Säuger-

fuß das Zeug, Menschenfuß zu werden, ein Punkt, auf den man bis jetzt noch zu wenig geachtet.

Bedeutung der Greifhand für die Erlernung des aufrechten Ganges.

Oben sagte ich, der Fuß des Neugebornen besitze noch nicht den Bau, der ihn zur aufrechten Stellung befähigt, und die praktische Frage ist die: Wie und wodurch erwirbt er sich denselben? Die Antwort ist einfach: dadurch, daß das Kind das Stehen probirt. Es ist also genau dieselbe Antwort wie die auf die Frage: Wie lernt man schwimmen? Dadurch, daß man das Schwimmen probirt. Ja, die Erlernung dieser beiden Künste, des Schwimmens und des Gehens, hat noch weiter Uebereinstimmendes. Bekanntlich lernt man am schnellsten und besten schwimmen, wenn man sich an einem Stricke aufhängen läßt, so lange, bis Arm und Bein die zweckmäßigen Bewegungen auszuführen gelernt haben. So braucht auch das Kind gewissermaßen einen Strick, an dem es das Stehen und Gehen lernt.

Manche Hausfrau wird bei dem Worte Strick an das Gängelband denken und jetzt meinen: „Zu was das gelehrte Präambulum! den Strick haben wir längst ohne Naturforscher gefunden.“ Aber da sagt der Letztere: Als der Affe das Laufen auf zwei Füßen lernen mußte, um Mensch zu werden, hat ihn sicher nicht unser Herrgott am Gängelband geführt, und doch hat er's gelernt. Was war dessen Strick? nichts Anderes als seine Greifhand. Indem er sich mit ihr anklammerte, war er in den Stand gesetzt, sein Körpergewicht so lange aufzuhängen, bis er die geschickte Stellung für seinen Fuß gefunden und dessen Umformung bewerkstelligt hatte. Wer nun ein Bauernkind betrachten will, das beim Gehenlernen auf sich selbst angewiesen ist, wird finden, daß es das gerade so macht. Jetzt wird es der Leser verstehen, wenn ich sage: Indem der Naturforscher die Menschwerdung des Affen studirte, mußte er von selbst die natürlichste Methode finden, wie ein Kind das Laufen lernt.

Stellungsveränderung der Mittelfußknochen.

Betrachten wir jetzt den Fuß eines Kindes, wenn es noch nicht stehen kann, wohl aber das Stehen probirt. —

Beim Liegen haben die Mittelfußknochen die geschilderte Stellung, so daß die Sohle nicht nach abwärts steht, sondern nach einwärts; in dem Augenblicke aber, in dem das Kind sich mit seinen Händen aufzieht und das Bein unterstellt, macht es das von selbst, d. h. aus freien Stücken, was nach dem Früheren geschehen muß, um die Stellung der Mittelfußknochen des Neugebornen in die des Erwachsenen überzuführen; es drückt die vorderen Enden derselben so weit herab, daß alle den Boden berühren, und zwar durch die Anspannung der auf der Sohle verlaufenden Muskeln und Sehnen; sobald es sich aber niedersetzt, schnappen die Knochen wieder in die alte Stellung zurück. Soll der Fuß zum Gehen befähigt werden, so darf das nicht mehr geschehen. Und in der That kann sich jeder an dem Kinde leicht überzeugen: So lange die Mittelfußknochen aus ihrer niedergestreckten Stellung wieder aufschnappen, kann das Kind noch nicht gehen. Sobald aber ein Kind geht, wird man leicht finden, daß die Knochen nicht mehr von selbst in die alte Stellung zurückkehren. Brächte man einem Anatomen den abgehauenen Fuß eines Kindes, etwa vor Gericht, so könnte er aus der Stellung der Knochen mit voller Bestimmtheit ermitteln, ob das Kind bereits gehen konnte oder nicht.

Um aus dem Gesagten die praktische Nutzanwendung ziehen zu können, ist Zweierlei vorauszuschicken.

Wenn wir einen Menschen oder ein Thier durch Anlegung eines Verbandes längere Zeit an der Bewegung zweier Knochen gegen einander hindern, so verliert das Gelenk allmälig seine Beweglichkeit, ja die Knochen können sogar in der eingenommenen Stellung festwachsen. Dieses Ereigniß kommt in einem gewissen Grade in der chirurgischen Praxis ziemlich häufig vor. Schon das macht es wahrscheinlich, daß dem Verschwinden des Zurückschnappens der Mittelfußknochen das Gleiche zu Grunde liegt; dadurch, daß sie oft und lange in ihrer niedergedrückten Stellung verharren müssen, büßen die Gelenke zwischen Mittelfuß und Fuß-

wurzel allmälig ihre Beweglichkeit ein und die ersteren wachsen in ihrer niedergedrückten Stellung fest.

Daß dem so ist, d. h. daß die Mittelfußknochen ohne diesen willkürlichen Zwang die passende Lage gar nicht annehmen würden, läßt sich beweisen. Wenn ein Kind in Folge zu steiler Aufrichtung seiner Fußwurzel auf den äußeren Rand (in Folge zu kurz gerathener Achillessehne) selbst mit dem besten Willen seine Mittelfußknochen nicht so weit herabdrücken kann, daß ihre vorderen Enden den Boden erreichen, und nicht durch eine Operation nachgeholfen wird, so bleiben die Fußwurzelknochen zeitlebens in der gleichen parallelen Lage wie beim Neugebornen. Davon kann sich Jeder bei Besichtigung eines sogenannten Klumpfußes überzeugen: die Sohle sieht gerade nach einwärts, ja später sogar nach aufwärts.

Daraus geht die praktische Lehre hervor: So lange ein Kind nicht veranlaßt wird, das Stehen zu probiren, erwirbt es sich auch nicht die Fähigkeit hiezu, und wer warten will, bis das von selbst eintritt, wartet vergeblich.

Verstärkung der Fußwurzel.

Ganz dasselbe gilt von der nothwendigen Verstärkung der Fußwurzel. Auch die tritt erst ein, wenn sie durch die stärkere Belastung, wie sie aufrechte Stellung mit sich bringt, zum Wachsthume angespornt wird. Es ist ein von mir in seiner Allgemeinheit aufgedecktes Gesetz, daß ein Knochen um so stärker wächst, je höher er belastet wird *). Im vorliegenden Falle läßt sich das beweisen: In Wien war vor einigen Jahren ein sogenanntes Riesenkind zu sehen. Die enorme Körperlast (durch Fettsucht) verhinderte, daß das Kind gehen lernte. Trotzdem, daß es schon vier Jahre alt war und bei ihm doch gewiß Wachsthumsthätigkeit genug vorhanden (es wog, wenn ich nicht irre, 175 Pfund), war Stellung der Mittelfußknochen und Stärke der Fußwurzel genau wie beim Neugebornen, ja nicht nur der ganze Vorderfuß, sondern der ganze Fuß war auffallend klein im

*) Ueber das Längewachsthum der Knochen, Jenaische Zeitschrift, Band 5.

Verhältniß zu der enormen Größe des Körpers, und doch war das Kind bei seiner Geburt von normalen Dimensionen. Ganz das Gleiche fand ich jüngst bei einem zwölfjährigen Mädchen, das in Folge einer Gehirnkrankheit in den ersten Lebensmonaten total blödsinnig wurde. Es ist durchaus nicht gelähmt, nur fehlt ihm der Willenreiz zur Bewegung, und es macht deshalb keine anderen Bewegungen als ein neugebornes Kind. Bei dem sind nun alle Maßverhältnisse und Knochenstellungen, auch der ganze Vorderfuß, genau wie beim Säugling, wobei ich bemerke, daß von einer Verkrüppelung keine Spur zu sehen ist; das Mädchen ist wie ein normal gebauter Säugling.

Gehschule.

Wie soll nun ein Kind den aufrechten Gang erlernen? Antwort: Man gebe ihm Gelegenheit, sich mittelst seiner Hände und Arme in die Höhe zu ziehen und so das Stehen und schließlich Gehen *selbst*, nach *eigenem* Bedürfnisse, nach *eigener* Kraft zu probiren. Der Apparat, den ich besitze, besteht aus vier Brettern von 42 Cmt. Breite und 150 Cmt. Länge (in kleineren Wohnungen genügen auch 120 Ctm. Länge), davon sind je zwei und zwei durch ein Charnier verbunden, daß man sie zusammenlegen und in die Ecke stellen kann. Diese vier Bretter, die vorsichtige Leute an der Innenseite noch auspolstern lassen können, werden zu einem viereckigen Pferch zusammengestellt und mittelst Häkchen an einander befestigt. So entsteht ein Raum von etwas über zwei Quadratmeter.

Steckt man ein Kind in solchen Pferch, so kriecht es in der ersten Zeit darin umher und unterhält sich mit dem Spielzeug, das man ihm hineingibt (hiezu wähle man aber nur *weiche* Sachen). Endlich begehrt es nach den Leuten und Dingen außerhalb des Pferchs, und es macht den Versuch, über die Einzäunung hinwegzuklettern. Dabei faßt es sitzend nach dem oberen Rand, zieht sich in die Höhe und schiebt mit den Füßen nach. Hinüber kann es nicht, weil die Wand zu hoch ist, es bleibt also, mit den Händen sich haltend und angelehnt an's Brett, stehen. In der ersten

Zeit fängt das Kind, wenn es müde oder sonst dieser Stellung überdrüssig ist, an zu schreien, es hat noch nicht den Muth, sich wieder auf's Gesäß herabsinken zu lassen. Das Ungeschickteste, was man in diesem Falle thun kann, ist, das Kind herauszunehmen. Erstens muß es in den Pferch hineingewöhnt werden, wenn der zu etwas nütze sein soll, und zweitens muß man es lehren, sich wieder zu setzen indem man es niedertaucht. Hat man das ein- oder zweidutzendmal gethan, dann weiß sich das Kind selbst zu helfen und sitzt einfach wieder nieder, wenn es müde ist. Von jetzt an kann das Kind ganz sich selbst überlassen werden, ja man hat, und das ist ein ganz unberechenbarer Gewinn, nicht einmal nöthig, es zu hüten, die Mutter oder Wärterin kann ungestört ihren sonstigen Beschäftigungen nachgehen. Nach 3 bis 4 Monten geht das Kind sicher auf zwei Füßen, ohne daß man auch nur die Hand dabei anlegte.

Werth obiger Gehschule.

Diese Methode hat folgende große Vorzüge:

1. Ist sie ökonomisch, weil sie keine Zeitvergeudung von Seite der Erzieher verlangt.

2. Ist das Kind in seinem Pferch vor allen Gefahren sichergestellt, es kann sich nicht am Ofen verbrennen, sich an keiner Kastenecke ein Loch in den Kopf fallen, nirgends hinaufklettern, wo es sich beim Falle beschädigt (daß das Kind nicht nur die Hände, sondern auch die Lust zum Klettern geerbt hat, kann man an jedem sehen), nicht in der Thür die Finger zerquetschen oder beim Aufmachen derselben umgeworfen werden 2c., kurz, während gerade in dieser Periode eine Mutter fast fortwährend in Angst und Schrecken lebt, ist sie jetzt ihrer Sorge und das Kind jeder Gefahr überhoben.

3. Ist das Kind der Gefahr entrückt durch ungeschicktes Gängeln um seine geraden Glieder zu kommen. Sich selbst überlassen, wird es sich nie länger auf die Füße stellen, als diese das anvertraute Gewicht tragen können; es setzt sich, sobald es müde ist.

4. Lernt es das Gehen genau zur rechten Zeit, d. h. dann, wenn es die Fähigkeit dazu sich erworben. Bei diesem Punkte müssen wir etwas länger verweilen. Das Häufigste ist, daß man die Kinder zu lange trägt. Aus dem von mir gefundenen Wachsthumsgesetz geht hervor, daß beim Tragen, wobei der Körper aufrecht gehalten wird, dieser wächst, weil die Wirbelsäule jetzt belastet ist und unter Muskeldruck steht; dagegen bleiben die Beine im Wachsthum zurück, weil sie unbeschäftigt sind, und nicht blos bleiben sie kürzer, es wird auch die Muskelkraft der Beine nicht geschult. Jeder muß einsehen, daß das für die dem Kinde später zufallende Aufgabe der Erlernung des aufrechten Ganges höchst unvortheilhaft ist; der Leib ist jetzt schwerer, ohne daß die Füße stärker geworden wären. Hiezu kommt noch: die mangelhafte Bewegung bewirkt Fettansammlung, die Kinder werden unvernünftig dick und somit auch aus dem Grunde wird der Leib schwerer. Endlich nimmt die Beweglichkeit der Mittelfußknochen, weil sie immer in gleicher Lage gehalten werden, ab und damit wird es dem Kinde nachher schwerer, ihnen die erforderliche Stellung zu geben.

5. Bei der genannten Methode lernt das Kind nicht blos gehen, sondern es stärkt auch seine Arme, übt sich in ihrem Gebrauch. Da die Arme mittelst des Achselbeines am Brustbein befestigt sind, so bewirkt dies auch, daß die Brust geweitet wird, und zwar gerade an ihrem oberen Theile. Wenn man weiß, daß eine im Wachsthum zurückbleibende Lungenspitze der Sitz der Tuberculose wird, so kann man diese Wirkung nicht hoch genug anschlagen, zumal wenn man bedenkt, daß beim Gebrauch des Gängelbandes gerade das Gegentheil erfolgt, nämlich eine Zusammenpressung der Lungenspitze.

6. Wer den praktischen Werth des Sprichwortes kennt: „Hilf dir selbst, so wird dir geholfen werden!“ muß zugeben, daß die beschriebene Gehschule auch ihre moralische Seite hat; das Kind wird schon in der frühesten Jugend angehalten, sich selbst zu helfen und nicht fortwährend Hilfe

von Anderen zu erwarten. Damit ist nicht blos erzielt, daß es sich diesen Grundsatz praktisch zu eigen macht, sondern es entfällt eine Reihe von Unarten, die im Verkehr zwischen Mutter und Kind wurzeln, wie die Begehrlichkeit, Leidenschaftlichkeit, Trotz rc.

Dieser Erörterung füge ich noch Einiges über die weiteren Folgen der mit dem aufrechten Gang erfolgten neuen Orientirung für die Entwicklung der menschlichen Gestalt bei.

Postfotale Veränderung der Proportionalität.

Die eine Folge ist eine Veränderung der Proportionalität durch die Erdschwere. Pag. 430 ist dargelegt, daß die Wachsthumsenergie am geocentripetalen Ende größer ist als am entgegengesetzten, weil das Blut nach abwärts leichter fließt als nach aufwärts. Als ich vor Kurzem in der hiesigen Section der anthropologischen Gesellschaft diese Behauptung aufstellte, stieß ich auf Widerspruch, weshalb ich es für nöthig halte, hier einige Gründe anzugeben.

Beweise für die Geocentripetie des Blutes.

Daß das Blut sich leichter geocentripetal verschiebt als umgekehrt, ist sofort ersichtlich, wenn man sich an den Füßen aufhängt: das Blut schießt jetzt nach dem Kopf, und zwar mit solcher Gewalt, daß es ohne Gefahr für das Leben unmöglich ist, diese Stellung längere Zeit einzunehmen. Eine ganz bekannte Erscheinung ist folgende: Es zieht Jemand Morgens seine Stiefel mit Leichtigkeit an, während er Abends einen Stiefelknecht nöthig hat, um sich ihrer zu entledigen. Noch deutlicher wird die Sache so: Wenn Jemand unter Tags in die Lage kommt, seine knappe Fußbekleidung ablegen und gleich darauf wieder anziehen zu müssen, so wird er finden, daß er beim Anziehen auf erheblich größere Schwierigkeiten stößt, als Morgens, nachdem er die Nacht hindurch sich in wagrechter Lage befunden hat. Der Arzt weiß, daß Fußwunden, insbesondere Fußgeschwüre, sehr schwer heilen, wenn der Körper nicht in wagrechte Lage gebracht wird; dasselbe gilt für Verletzungen an der Hand, weshalb man dieselbe in einer

Schlinge trägt. Krankhafte Erweiterungen der Venen kommen fast nur an den unteren Körpertheilen vor (Krampfadern der Füße, Hämorrhoiden). Die Frage ist jetzt nur noch, ob die Geocentripetie des Blutes die Wachsthumsenergie am unteren Körperende steigert. Hiefür gebe ich zuerst folgende Erfahrungen aus pathologischen Zuständen: Allgemeine Wassersucht tritt ausnahmslos zuerst als Anschwellung von Füßen und Händen auf, was beweist, daß an den Orten, wo der stärkste Blutdruck herrscht, die Absonderungsthätigkeit des Blutes am stärksten ist. Hautkrankheiten, die mit reichlichen Absonderungen verknüpft sind, wie Geschwüre und Ekzeme, treten mit Vorliebe an den Füßen auf. Abnorm hohe Thätigkeit der Hautdrüsen kommt am häufigsten an den Füßen vor (Fußschweiß). Auch im normalen Zustand ist offenbar (genaue Messungen wären allerdings zur Constatirung wünschenswerth) die Hautabschuppung, also die eigentliche *plastische Thätigkeit* der Epidermis an den Füßen entschieden reichlicher als an irgend einer anderen Stelle des Körpers, was dadurch bewiesen wird, daß die Strümpfe unter allen Stücken der Leibwäsche am schnellsten und stärksten verschmutzen.

Wirkung der Geocentripetie des Blutes.

Die Schwerkraft erzeugt die Aenderung der Proportionalität.

Alle diese Umstände, sowie einfache physiologische Erwägungen sind für mich Anlaß, mit völliger Bestimmtheit die Behauptung aufzustellen, daß das lebhaftere Wachsthum der unteren Körpertheile gegenüber den oberen, welches nach der Gewinnung des aufrechten Ganges beim Menschen die Massenverhältnisse der Körpertheile zu einander total verändert und den großen gestattlichen Unterschied zwischen Kind und Erwachsenem erzeugt, *lediglich Folge der veränderten Einwirkung der Schwerkraft* ist; weil in den tragenden Körpertheilen der Blutdruck stärker ist als in den getragenen, und zwar aus zwei Gründen: 1. weil das Blut dem Zuge der Schwerkraft folgt, 2. weil der tragende Theil eine größere Arbeit zu verrichten hat und ein arbeitender Theil, nach *Ranke's* Entdeckungen, stets bluthaltiger ist als ein ruhender. So kommen wir zu

dem Resultat, daß die allerwichtigsten morphologischen Charaktere, wodurch sich der Mensch von den ihm am nächsten verwandten Thieren, den Menschenaffen, unterscheidet, der Hauptsache nach Folgen einer veränderten Einwirkung der Schwerkraft sind: der langdauernden Kopfstellung des Embryo verdankt er seine Makrocephalie, der langdauernden Rückenlage nach der Geburt die Differenzirung seiner Gliedmaßen und seiner Aufrichtung auf die hinteren Gliedmaßen die überwiegende Entwicklung der unteren Körpertheile über Brust und Vordergliedmaßen und die definitive Umbildung der Greiffüße zu Gehfüßen.

Verhältniß von Tiefen- und Querdurchmesser.

Zum Schlusse will ich nur noch auf einen weiteren specifischen Charakter der menschlichen Gestalt aufmerksam machen, der mit der geschilderten dreimaligen Aenderung seiner Orientirung im Raume zusammenhängt, nämlich das andere Verhältniß der Tiefedurchmesser und Querdurchmesser des Körpers. Bei dem vierfüßigen Thier überwiegen an Kopf, Hals, Brust, Bauch, Becken und Oberschenkel die Tiefendurchmesser über die lateralen, d. h. die von rechts nach links gezogenen meist bedeutend, bei dem Menschen schlägt das Verhältniß entweder in's volle Gegentheil um, wie bei Brust und Becken, oder sie werden einander nahezu gleich, wie an Hals und Oberschenkel, oder das Mißverhältniß wird erheblich geringer, wie beim Kopf. Die Ursache dieser Durchmesserveränderungen ist einestheils die Rückenlage, wobei die Schwerkraft eine Abplattung in der Richtung der Neuralaxe und eine Stellungsveränderung der Körperabschnitte zu einander herbeiführt, anderntheils die Aenderung der Belastungsverhältnisse nach Erlernung des aufrechten Ganges.

Stuttgart, ultimo Januar 1876.

Schlußwort.

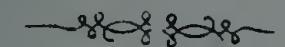
Wer den Abschluß, den vorliegende Schrift durch die letzten 9 Briefe gefunden hat, mit dem Prospect der im Jahre 1864 veröffentlichten ersten und der mit 1870 erschienenen zweiten Lieferung vergleicht, wird finden, daß dieselben nicht völlig harmoniren, namentlich, daß ich den versprochenen Stammbaum der Organismen dem Leser schuldig geblieben bin. Der Grund ist einfach der: Zur Zeit als ich den Plan zu vorliegender Schrift entwarf, waren noch keine Stammbäume vorhanden. Das ist jetzt in reichlichem Maße der Fall, namentlich in den verschiedenen Publicationen Häckel's. Diese Stammbäume noch um einen zu vermehren, der jedenfalls von denen Häckel's sich nicht erheblich unterscheiden kann, da dieser Forscher alle bis dahin bekanntgewordenen Verwandtschaftsbeziehungen verwerthet hat, schien mir überflüssig, was dagegen nicht überflüssig gewesen sein dürfte, war die Inangriffnahme der Morphogenesis der Organismen überhaupt und die Hereinbeziehung der bisher ganz vernachlässigten Ergebnisse der zoochemischen Forschungen in die Vererbungslehre, und die Morphogenesis sowie eine Erweiterung und Vervollständigung der Lehre vom Protoplasma; kurz, der Abschluß der Schrift durfte nicht blos eine einfache Wiederaufnahme des Fadens da sein, wo ihn die im Jahre 1870 erschienene zweite Lieferung liegen ließ, da mittlerweile die Lage der betreffenden Wissenschaft eine ganz andere geworden war.

Als ich im Jahre 1864 die erste Lieferung publicirte, mußte eine Hauptaufgabe für einen vorwärtstreibenden Naturforscher sein, der hartumstrittenen Darwin'schen Lehre zu Hilfe zu kommen, und ich glaubte dies dadurch

thun zu können, daß ich die Erwägungen veröffentlichte, welche mich schon v o r dem Bekanntwerden der Darwin'schen Publication zu einem Anhänger der Descendenztheorie gemacht hatten. Als ich nach mehrjähriger Pause die Arbeit für die zweite Lieferung aufnahm, war die Darwinsche Lehre bereits fest begründet und ihre allseitige Anerkennung nur noch eine Sache der Zeit, namentlich der natürlichen Absterbeordnung. Es galt jetzt, eine klarere Einsicht in den systematischen Zusammenhang der verschiedenen Organisationspläne und Stufen zu gewinnen, ein morphologisches Schema zu entwerfen und wo möglich den hiebei wirksamen Ursachen auf die Spur zu kommen, weil damals bereits ersichtlich war, daß die Darwin'sche Selectionstheorie nicht alle Räthsel der Morphologie zu lösen im Stande sein werde. Aeußere Verhältnisse legten mir wieder eine mehrjährige Pause auf und damit war bei Wiederaufnahme der Arbeit eine neue Veränderung der Sachlage gegeben. Der fortdauernde Streit um die Darwin'sche Lehre hatte zwar zu einer fast allseitigen Annahme der Descendenztheorie geführt, allein die Darwin'sche Selectionslehre wurde als nicht ausreichend befunden, sofort Alles zu erklären, was erklärt werden muß, wenn die Entstehungslehre von den Organismen einen befriedigenden Abschluß gewinnen soll. Nicht als ob sich die Selectionslehre als f a l s c h erwiesen hätte, i m G e g e n t h e i l, ihre Bedeutung als morphogenetischer und physiogenetischer Factor in der Welt der Organismen steht außer Zweifel, ja die Selection ist sogar der s o u v e r ä n s t e F a c t o r, weil er über den B e s t a n d d e s m o r p h o l o g i s c h G e w o r d e n e n d a s l e t z t e r i c h t e r l i c h e U r t h e i l s p r i c h t. Allein man erkannte, daß man noch mit einer Reihe n ä h e r l i e g e n d e r morphogenetischer und physiogenetischer Factoren zu rechnen habe, deren Auffindung das Ziel voranstrebender Forscher sein müsse. Ich gelangte zur Ueberzeugung, daß diese bis dato räthselhaften Factoren einerseits in den direct wirkenden Entwicklungsbedingungen, a ndererseits in chemisch-physikalischen Eigenschaften des sich

entwickelnden Objectes gesucht werden müssen. Das Ergebniß dieser Nachsuche ist der Inhalt der vorliegenden Schlußlieferung, und ich lege dasselbe den Fachgenossen, wie ich schon mehrfach im Verlauf bemerkte, absichtlich in der heuristischen Form, wie es sich in mir entwickelte, vor und nicht in einer logisch systematischen Form, damit Niemand dasselbe als ein theoretisches Dogmengebäude ansehen soll, sondern als einen Versuch, Zerstreutes zu sammeln und eine Vorstellung davon zu erwecken, daß erst eine ebenmäßige Ausbildung aller Untersuchungsweisen organischer Körper, also der chemischen, physikalischen und morphologischen, gestatten werde, an die höchsten Probleme unserer Wissenschaft erfolgreich heranzutreten. Der Grund des bisherigen Mißerfolgs liegt vor Allem darin, daß unser Wissen von den chemischen Differenzen der Organismen im Vergleich zu unserem Wissen von den morphologischen Verschiedenheiten ein wahrhaft embryonales ist. Mit Linné begann die systematische Epoche der Organismenlehre, mit Cuvier die anatomische Epoche, mit den deutschen Embryologen und den deutschen und englischen Morphologen die morphologische Epoche. Der Wendepunkt von einer Epoche zur anderen ist durch ein jedesmaliges Aufflackern der naturphilosophischen Speculation gekennzeichnet: Zwischen die systematische und anatomische fällt, allerdings etwas verspätet, die durch Lamark's Namen gekennzeichnete speculative Periode; zwischen die anatomische und morphologische die in Oken und Schelling verkörperte Schule der deutschen Naturphilosophie, und an den Schluß der morphologischen Epoche die neueste, durch Darwin's Namen gekennzeichnete naturphilosophische Schule. Ich sage an den „Schluß" der morphologischen Epoche, nicht weil ich glaube, daß auf dem Boden der Morphologie nichts mehr zu holen sei und wir ihn jetzt brach liegen lassen sollen, sondern weil ich glaube und wünsche, daß wir am Beginn einer neuen Epoche der Organismenlehre, nämlich der physiologischen, insbesondere der

chemisch-physiologischen stehen. Auf diesen Boden soll und muß sich jetzt die Forschung mit aller Wucht werfen, wenn nicht eine Stagnation eintreten soll, und wenn meine Schrift dazu beitragen sollte, diese Nothwendigkeit den Fachgenossen, insbesondere den zahlreichen aufstrebenden jüngeren Fachgenossen, klar zu machen, so wird alles erreicht sein, was diese Schrift wollte.





Alphabetisches Register.

Seite

Druck von Hirschfeld in Wien.

